R 3835

Revue Trimestrielle
Tome 28 – Fascicule 3
Septembre 1997

24 OCT. 1997

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

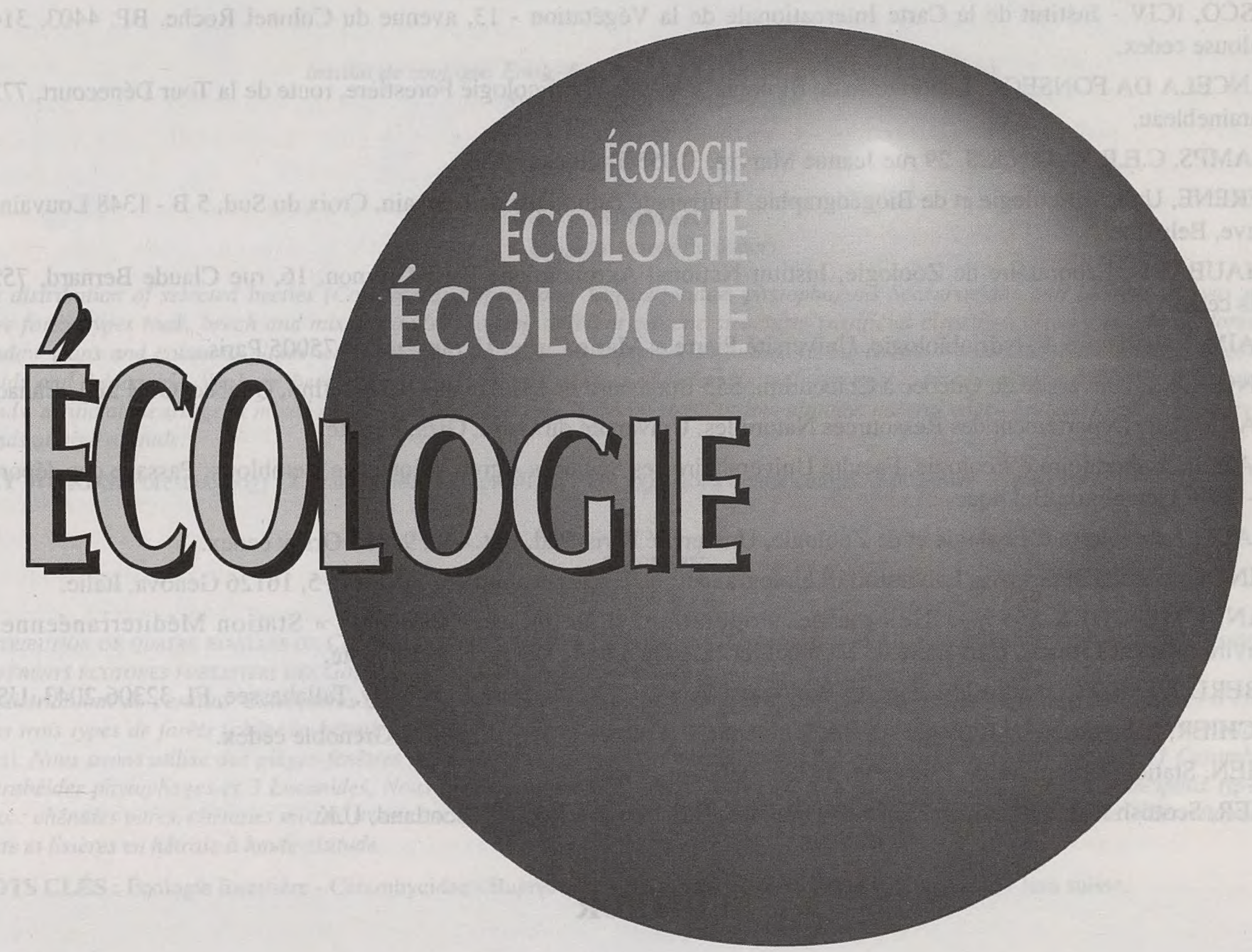
Association reconnue d'utilité publique

ISSN 1259-5314

Source : MNHN

Source : MNHN

Revue Trimestrielle
Tome 28 – Fascicule 3
Septembre 1997



SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

ISSN 0395-7217

BIBL.DU MUSEUM PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00041574 4
Source : MNHN

ÉCOLOGIE

REVUE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

COMITÉ ÉDITORIAL

J.-C. AMIARD, Service d'Écotoxicologie, Université de Nantes, 1 rue Gaston Veil, 44035 Nantes Cedex.

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

M. BARBERO, Biosystématique et Écologie Méditerranéenne, Université de Provence, case 461 bis, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille cedex 13.

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille.

F. BLASCO, ICIV - Institut de la Carte Internationale de la Végétation - 13, avenue du Colonel Roche, BP. 4403, 31405 Toulouse cedex.

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Écologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau.

H. DECAMPS, C.E.R.R., C.N.R.S. 29 rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse cedex.

M. DUFRENE, Unité d'Écologie et de Biogéographie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 5 B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05.

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

A. FRANCOEUR, Université du Québec à Chicoutimi, 555 Boulevard de l'Université, Chicoutimi, Québec, G7H 2B1, Canada.

S.I. GHABBOUR, Département des Ressources Naturelles, Université du Caire, Giza, Égypte.

F. MALAISSE, Laboratoire d'Écologie, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Passage des déportés, 2B - 5030 Gembloux, Belgique.

F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay cedex.

G. RELINI, Universitá di Genova, Laboratori di biologia marina, Ecologia animale, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie.

P. SILAN, UMR-CNRS 5555, « Biologie des Populations d'Helminthes Parasites » Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Université de Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète.

D. SIMBERLOFF, 109 Conradi Bldg, dept. of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, FL 32306-2043, USA.

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble cedex.

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

M. USHER, Scottish Natural Heritage, 2 Anderson Place, Edinburgh, EH6 5NP, Scotland, U.K.

ÉDITEUR

P. BLANDIN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

COMITÉ DE RÉDACTION

P. BLANDIN, J.-P. CANCELA DA FONSECA, R. DAJOZ, L. PALKA

Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire d'Écologie Générale, 4, avenue du Petit Château - F 91800 Brunoy

Association Loi 1901 - reconnue d'utilité publique - ISSN 1259-5314 – TVA : FR 34 32 60 85 263 - SIRET 32 60 852 63 00019

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (3) 1997 : 199-208

DISTRIBUTION OF FOUR BEETLE FAMILIES (COLEOPTERA: BUPRESTIDAE, CERAMBYCIDAE, PHYTOPHAGOUS SCARABAEIDAE AND LUCANIDAE) IN DIFFERENT FOREST ECOTONES IN THE AREUSE GORGES (NEUCHÂTEL, SWITZERLAND)*

Sylvie BARBALAT and Daniel BORCARD

Institut de zoologie, Emile-Argand 11, CH-2007 Neuchâtel, Switzerland.
Sylvie.Barbalat@cscf.unine.ch

SUMMARY
(original scientific paper)

The distribution of selected beetles (Coleoptera: Buprestidae, Cerambycidae, phytophagous Scarabaeidae and Lucanidae) was studied in three forest types (oak, beech and mixed stands) showing different ecotone structures (artificial clearings, clean and natural forest edges). Window traps and coloured plates were used. 65 species were captured, including 13 buprestids, 41 cerambycids, 8 phytophagous scarabaeids and 3 lucanids. We have been able to find characteristic species for six main groups of biotopes: pure oak stands, oak-dominated stands, artificial clearings in mixed stands, artificial clearing in beech stand at low altitude, natural edge of mixed forest and edges of beech stands at high altitude.

KEY WORDS: Forest ecology - Cerambycidae - Buprestidae - Phytophagous Scarabaeidae - Lucanidae - Swiss Jura.

RÉSUMÉ
(travail original)

DISTRIBUTION DE QUATRE FAMILLES DE COLÉOPTÈRES (COLEOPTERA BUPRESTIDAE, CERAMBYCIDAE, SCARABAEIDAE PHYTOPHAGES ET LUCANIDAE) DANS DIFFÉRENTS ÉCOTONES FORESTIERS DES GORGES DE L'AREUSE (NEUCHATEL, SUISSE)

La distribution de certains Coléoptères (Coleoptera : Buprestidae, Cerambycidae, Scarabaeidae phytophages et Lucanidae) a été étudiée dans trois types de forêts (chênaie, hêtraie et forêt mixte) présentant différents types d'écotones (trouées artificielles, lisières nettes ou étagées). Nous avons utilisé des pièges-fenêtres et des assiettes colorées et avons capturé 65 espèces, dont 13 Buprestides, 41 Cerambycides, 8 Scarabéides phytophages et 3 Lucanides. Nous avons pu mettre en évidence des espèces caractéristiques pour six principaux types de milieux : chênaies pures, chênaies mixtes, trouées artificielles en forêt mixte, trouée artificielle en hêtraie à basse altitude, lisière étagée en forêt mixte et lisières en hêtraie à haute altitude.

MOTS CLÉS : Écologie forestière - Cerambycidae - Buprestidae - Scarabaeidae phytophages - Lucanidae - Jura suisse.

INTRODUCTION

Dead wood hosts a very diversified beetle fauna. GEISER (1984) estimates that in Germany 25% of the beetle species depend on dead wood. Buprestid, cerambycid and lucanid larvae usually feed on dead or dying wood as well as on rotten stumps. Phytophagous scarabaeid larvae feed on diverse plant roots as well as on decaying wood. These beetles spend most of their life as larvae. Depending on species, climate or food quality, their development lasts from 1 to 5 years. Their adult life is usually short, lasting from a few weeks to a few months. The adults feed on flowers, leaves, lichens, sap, or do not eat at all.

Many species of wood-eating beetles have declined since the beginning of the century. In Germany, 60% of the wood beetles are on the red list of endangered species (GEISER 1984). Forest management is frequently mentioned as a cause of this decline. Trees are usually cut

* Manuscrit reçu le 18 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 2 juin 1997.

Source : MNHN

down before reaching an age at which they become favourable for wood-eating beetles and many lowland deciduous forests have been replaced by coniferous tree plantations. Traditional orchards, isolated old trees and humid biotopes, which host specialized species, have also almost disappeared.

Several authors have studied forest beetle communities, mainly in relationship with their host-plants and their stage of decay. DAJOZ (1966) has described the insect succession on dead oaks (*Quercus sp.*) and beeches (*Fagus sylvatica*) in southern France, PALM (1959) has studied the ecological requirements of wood-eating beetles in southern Sweden and BRAUNS (1964) has also described several wood-insect communities living in the different parts of trees.

More recently in Poland, STARZYK (1976; 1979) and GUTOWSKI (1985) have studied the cerambycid communities occurring in different forest associations. The changes in communities of cambio- and xylophagous insects in different age classes of forest stands have also been investigated (STARZYK 1977; STARZYK & WITKOWSKI 1981; GUTOWSKI 1995).

In Switzerland, the importance of dead wood quantity for wood-eating beetles has been underscored by HARTMANN & SPRECHER (1990). BARBALAT (1996b; submitted) has shown the importance of artificial clearings for xylophagous beetles in managed forests, as well as the differences existing between the fauna of artificial clearings and that of natural edges in different stand types.

The aim of our work is to study the distribution of this fauna in forest ecotones, located in three forest types and presenting different characteristics, in order to group the species according to the biotopes they colonize, as well as to estimate to what extent ecotonal characteristics are reflected in the beetle fauna.

Wood-eating beetles, buprestids, cerambycids and lucanids are good indicators of forest biotopes, but only a few are typical edge species. Therefore it has seemed appropriate to also consider the phytophagous scarabaeids a family linked to more open habitats.

STUDY AREA

The Areuse Gorges (FIG. 1) is a very diversified region in the lower part of the Val-de-Travers, an inner valley of the Jura mountains. It displays a great variety of forests. We chose 12 sites in different forest types: oak and beech-dominated forests, as well as mixed stands. The latter contained oak, beech and maple (*Acer pseudoplatanus)* mixed with coniferous trees [pine (*Pinus sylvestris)*, spruce (*Picea abies*) and fir (*Abies alba*)]. The altitude of our sites ranged from 550 m to 890 m. All the sites were chosen either in clearings or on forest edges with a south or south-east exposure. Most of the clearings found in our study area were artificial and were created by foresters in order to favour certain heliophilous tree species, such as pine and oak. In these openings, ranging from 650 m^2 to 10.000 m^2, all the trees had been felled, except for a few which had been left as seed producers. This type of management is not used in beech forests as beech can grow in more shady conditions. Table I gives a short description of the selected sites.

TABLE I.– Site description. The coordinates refer to the Swiss national map grid. After BARBALAT (1996a).

Description des stations. Les coordonnées sont celles des cartes nationales suisses. D'après BARBALAT (1996a).

Site	Locality	Coordinates	Altitude	Expo	Slope	Forest type	Cover	Habitat type	Edge type
1	Corcelles	556125 204250	695 m	S	20%	oak	80%	edge	natural
2	Colombier, Chanet	555600 202950	555 m		0%	beech	40%	artificial clearing	clean
3	Chambrelien, Plan du Bois	553250 202700	670 m	SE	30%	mixed	60%	artificial clearing	clean
4	Boudry, Chanet	553000 201150	550 m		0%	oak	30%	artificial clearing	clean
5	Chambrelien, Chassagne	552000 201900	725 m	SE	20%	mixed	40%	artificial clearing	clean
6	Chambrelien, Chassagne	551900 202250	770 m	SE	15%	mixed	60%	artificial clearing	clean
7	Rochefort, Les Grattes	552470 204070	880 m	SE	70%	mixed	40%	edge	natural
8	Fretereules	549050 201600	860 m	SE	45%	beech	90%	edge	natural
9	Brot-Dessous	547600 200950	890 m	S	40%	beech	90%	edge	clean
10	Brot-Dessous	547850 200900	790 m	S	40%	beech	50%	natural clearing	natural
11	Chambrelien, Bois-Devant	553500 202450	620 m	SE	15%	mixed	70%	artificial clearing	clean
12	Rochefort, Chaumes	551375 202625	840 m	SE	50%	beech	70%	artificial clearing	clean

expo = exposure; cover = tree cover.

Source : MNHN

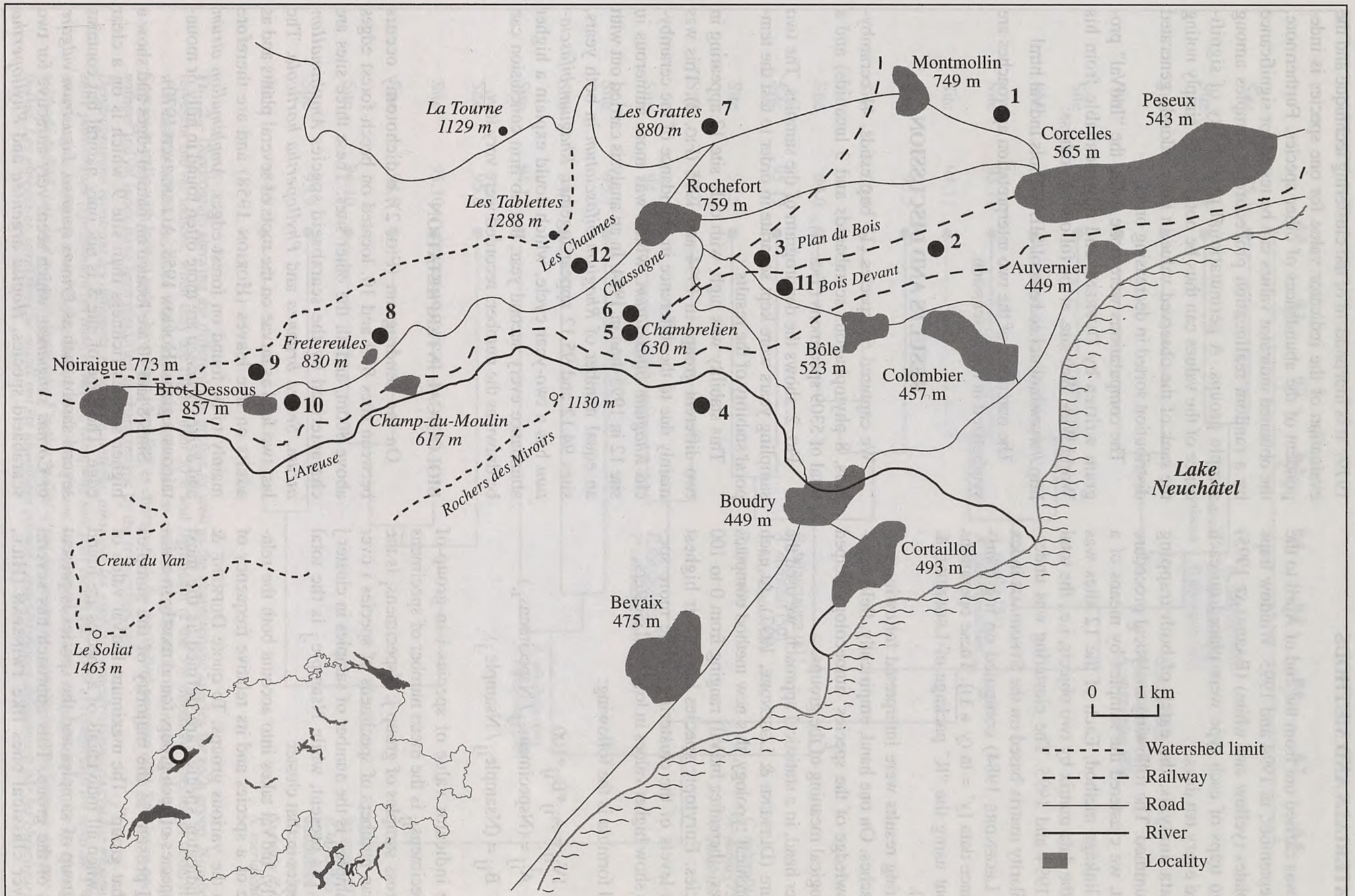


FIG. 1.– Map of the study area, showing the location of the studied sites. After BARBALAT (1996a).

Carte de la zone d'étude, localisant les stations étudiées. D'après BARBALAT (1996a).

Source : MNHN

MATERIALS AND METHODS

The study was carried out from the end of April to the beginning of September, in 1994 and 1995. Window traps and coloured plates (yellow and white) (BARBALAT 1995) were used. Two traps of each type were placed on each site and emptied every ten days.

For the data analysis, the catch of both trapping devices were summed. The following analytical procedure was used. First, we clustered the samples by means of a complete-link linkage method. Each of the 12 sites was represented in the data matrix by two objects, i.e., the total trap catch for 1994 and 1995. The clustering was undertaken on a similarity matrix based on the STEINHAUS index (LEGENDRE & LEGENDRE 1984) computed on log-transformed abundance data [y' = ln (y + 1)]. These operations were carried out using the "R" package of LEGENDRE & VAUDOR (1991).

The clustering results were interpreted following two types of approaches. On one hand, empirically, field experience and knowledge of the species' autoecology helped assess the ecological meaning of the groups.

On the other hand, in a statistical approach, we used the IndVal procedure (DUFRENE & LEGENDRE, 1997). At each level of a hierarchical typology, this new method computes "indicator values" (hereafter IndVal) ranging from 0 to 100 for every species. Eurytopic species have their highest IndVal at high levels of the clustering, while more specialised species show higher values in low-level clusters.

The IndVal formula is the following:

$$IV_{ij} = A_{ij} * B_{ij} * 100$$

where: $A_{ij} = (Nspecimens_{ij} / Nspecimens_{i.})$

$B_{ij} = (Nsample_{ij} / Nsample_{.j})$

IV_{ij} is the indicator value of species i in group of samples j; $Nspecimens_{ij}$ is the mean number of specimens of species i across samples of group j; $Nspecimens_{i}$ is the sum of the mean numbers of specimens of species i over all groups. $Nsample_{ij}$ is the number of samples in cluster j where species i is present, while $Nsample_{.j}$ is the total number of samples in that cluster.

Interestingly, IndVal takes into account both the relative abundance of a species and its relative frequency of occurrences in the various groups. To quote DUFRENE & LEGENDRE: "Indicator species are defined as the most characteristic species of each group, found mostly in a single group and present in the majority of the samples belonging to that group". The maximum IndVal value of 100 is reached when all individuals of a species are found in one single group of samples and the species is present in all samples of the group. This approach has several advantages over classical ones like TWINSPAN (HILL, 1979): it is independent of the clustering technique and the evaluation of the indicator value for one species is independent of the abundances of other species. Furthermore, the obtained indicator values can be tested for significance by a random reallocation procedure of samples among sample groups. A permutational probability of significance of the values can thus be obtained by simply noting the rank of the observed value in the randomly generated distribution sorted in decreasing order.

The computations were done using the "IndVal" program written by DUFRENE and downloadable from his World Wide Web site, at the following address:

http://www.biol.ucl.ac.be/ecol/SIBW.Tools.IndVal.html

The outcomes of the two interpretation approaches are synthetized in the Discussion.

RESULTS AND DISCUSSION

We captured 65 species (13 buprestids, 41 cerambycids, 8 phytophagous scarabaeids and 3 lucanids) and a total of 5309 specimens (TAB. II).

FIG. 2. shows the dendrogram of the samples. The two sampling years were kept separate in order to test the temporal stability of the results.

This stability was high, with only site 12 appearing in two different groups in 1994 and 1995 (FIG. 2). This was mainly due to the difference in abundance of the cerambycid *Rhagium bifasciatum*, which was more numerous in site 12 in 1995 than in 1994. In an analysis carried out with an equal number of *Rhagium bifasciatum* in both years, sites 94.12 and 95.12 appear together. *Rhagium bifasciatum* has a two-year cycle, which could explain a higher abundance every second year, but no firm conclusion can be drawn as the numbers recorded were very low.

BIOLOGICAL INTERPRETATION

On the dendrogram (FIG. 2), a dichotomy occurs between sites 8, 9 and 10, located on beech forest edges above 800m, and all the other sites. These three sites are characterized by the scarabaeid species *Amphimallon atrum*, *Serica brunnea* and *Phyllopertha horticola.* The last two feed as larvae on the roots of several plants and as adults on tree leaves (HORION 1958) and are therefore mainly to be found on forest edges. *Amphimallon atrum* and *Serica brunnea* are more often found in hilly or mountainous regions (HORION 1958; ALLENSPACH 1970).

Sites 8 and 10 are located on natural edges and show a higher species richness than site 9 which is on a clear edge. The edge of site 8 is not only natural but contains several shrubs such as *Prunus spinosa, Ligustrum vulgare* or *Cornus sanguinea*, which seem very attractive for two scarabaeid species, *Hoplia argentea* and *Phyllopertha*

Source : MNHN

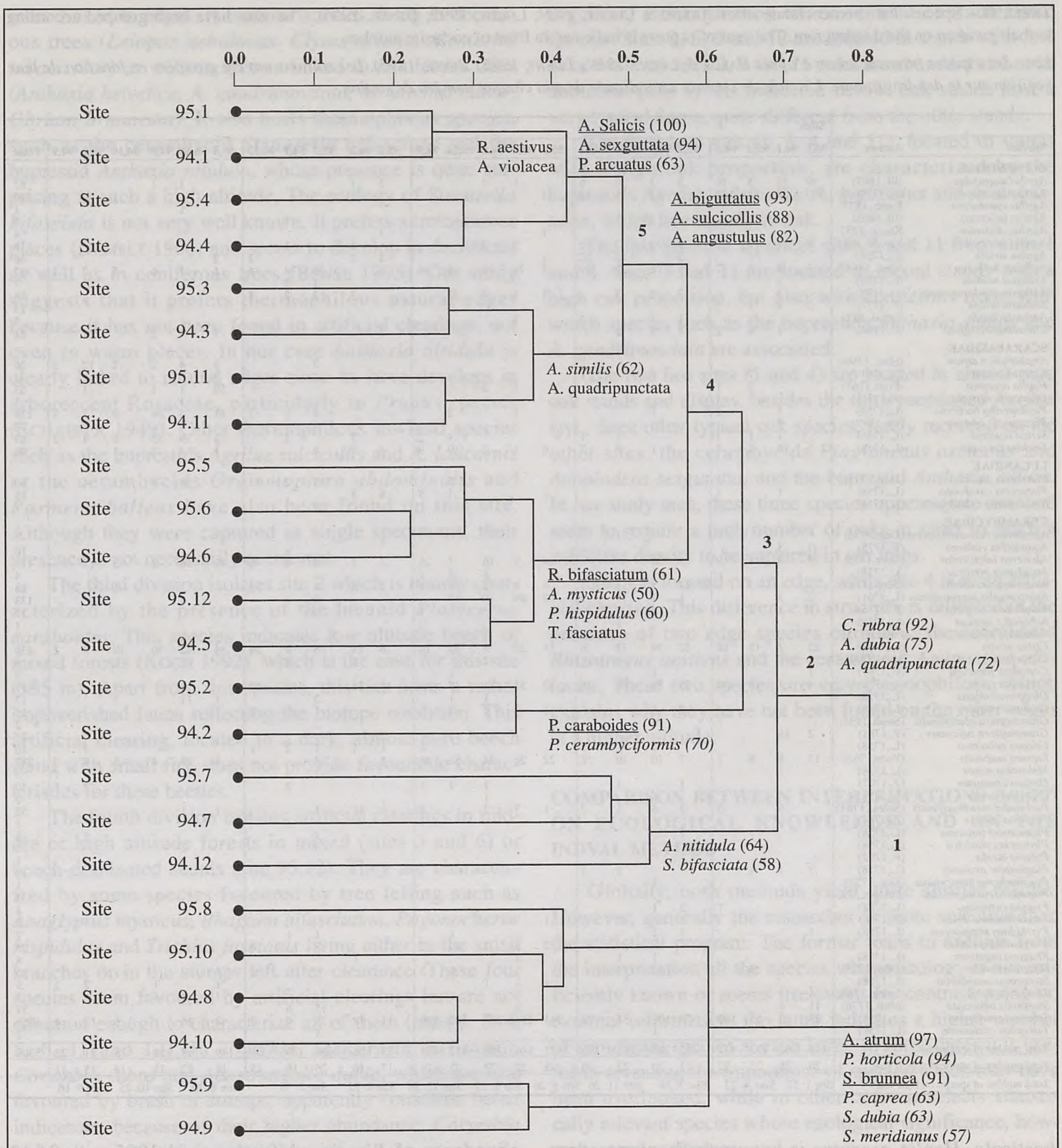


FIG. 2.– Dendrogram showing the different site groups as well as the characteristic species for each group. Numbers in brackets represent IndVal indices, when they are higher than 50% and significant at the 5% threshold. Species in underlined characters with IndVal indices are those which have been identified as characteristic both by the researchers and by the IndVal method. Species in italic with IndVal index have been identified as characteristic by the IndVal program only. Species in normal characters without IndVal index have been identified as characteristic by the researchers only.

Dendrogramme montrant les différents groupes de stations, ainsi que les espèces caractéristiques de chaque groupe. Les nombres entre parenthèses représentent les indices IndVal, lorsqu'ils sont plus élevés que 50 % et significatifs au seuil de 5 %. Les espèces en caractères soulignés avec l'indice IndVal, sont celles qui ont été identifiées comme caractéristiques par les chercheurs et par la méthode IndVal. Les espèces en italique avec l'indice IndVal n'ont été reconnues comme caractéristiques que par le programme IndVal. Les espèces en caractères normaux ont été identifiées comme caractéristiques uniquement par les chercheurs.

Source : MNHN

TABLE II.– Species list (nomenclature after HARDE & LUCHT, 1989; LUCHT, 1992; BENSE, 1995). The sites have been grouped according to their position on the dendrogram. The year of capture is indicated in front of each site number.

Liste des espèces (nomenclature d'après HARDE & LUCHT, 1989; LUCHT, 1992; BENSE, 1995). Les stations ont été groupées en fonction de leur position sur le dendrogramme. L'année de capture est indiquée devant chaque numéro de station.

		Sites																								
Species	**Author**	**95,1**	**94,1**	**95,4**	**94,4**	**95,3**	**94,3**	**95,11**	**94,11**	**95,5**	**95,6**	**94,6**	**95,12**	**94,5**	**95,2**	**94,2**	**95,7**	**94,7**	**94,12**	**95,8**	**95,10**	**94,8**	**94,10**	**95,9**	**94,9**	**Total**
BUPRESTIDAE																										
Agrilus angustulus	(Ill.,1803)	19	16	5	16	5	3	10	6		1	1			2	1					1	1				87
Agrilus biguttatus	(F.,1777)	10	22	38	129	3	13	9	10	1					2				2				1			240
Agrilus cyanescens	Ratzb.,1837																				1					1
Agrilus laticornis	(Ill.,1803)			1			1											1								3
Agrilus olivicolor	Kiesw.,1857									1					3											4
Agrilus sulcicollis	Lacord.,1835	8	18	12	37	9	13	2	12		3	2				1		1								118
Agrilus viridis	(L.,1758)			1		2		12	22	1					3	2			1	2						46
Anthaxia helvetica	Stierl.,1868	3	8	8	7	15	16	27	19	7	74	16	16	36	3		38	74	14	1	1	6	5	2	1	397
Anthaxia nitidula	(L.,1758)		1														1	5								7
Anthaxia quadripunctata	(L.,1758)		3			7	2	3	2	1	8	4	22			2	2	2	8							66
Anthaxia salicis	(F.,1777)	3	4	1	5																					13
Anthaxia similis	Saund.,1871					1	1		2		1															5
Chrysobothris affinis	(F.,1794)		1	4	2	1	3	5							1					1		2		1		21
SCARABAEIDAE																										
Amphimallon atrum	(Hbst.,1790)																2			1	4	2	2	12	3	26
Cetonia aurata	(L.,1761)			7	7		2		1								2			3						22
Hoplia argentea	(Poda,1761)			3	1						3	3								50	1	1		1		63
Omaloplia ruricola	(F.,1775)																				1					1
Phyllopertha horticola	(L.,1758)		1		2		1				1		2				4	9	2	21	3	84	7	1	1	139
Rhizotrogus aestivus	(Ol.,1789)	3	9																							12
Serica brunnea	(L.,1758)		1	1	3			1	1				1	2		2		2		3	19	15	6	4	2	63
Trichius fasciatus	(L.,1758)	5	10	4	7		1	8	7	6	1	2	19	9	1	4	4			1	4	2	1			96
LUCANIDAE																										
Platycerus caprea	(Deg.,1774)				1								5				10	2	11		6	6	13	4	2	60
Platycerus caraboides	(L.,1758)		1		1					1			1	3	8	3										18
Sinodendron cylindricum	(L.,1758)																1									1
CERAMBYCIDAE																										
Agapanthia villosoviridescens	(Deg.,1775)							1																		1
Agapanthia violacea	(F.,1775)	7	3																							10
Alosterna tabacicolor	(Geer,1775)	5	4	1	19	3	24			4	7	16	7	21	1	1	7	2	6	11	16	2	3	17		177
Anaglyptus mysticus	(L.,1758)						1					1	1	1												4
Anastrangalia dubia	(Scop.,1763)			3		18	5	11	1	9	8	2	14	4	2	3	4		3				1			88
Anastrangalia sanguinolenta	(L.,1761)	2	3			1	1	15	1	7	69	10	17				6				1					133
Anoplodera sexguttata	(F.,1775)	1	1	2	8									1												13
Arhopalus rusticus	(L.,1758)							1																		1
Cerambyx scopolii	Füssl.,1775																				1					1
Clytus arietis	(L.,1758)	23	7	15	18	22	39	32	6	11	22	5	35	14	6	11	6	8	24	34	42	30	19	8	2	439
Clytus lama	Muls.,1847							1				2				1		1								5
Cortodera femorata	(F.,1787)	1					1						1													3
Corymbia rubra	(L.,1758)	4	1	18	34	25	23	88	20	32	51	24	15	6	18	38		1	10		1		2			411
Dinoptera collaris	(L.,1758)											1	1				3			1	11					17
Gaurotes virginea	(L.,1758)					2	1			1	3	2	1						2							12
Grammoptera abdominalis	(Steph.,1831)																2									2
Grammoptera ruficornis	(F.,1781)	2	16										1		2											21
Leiopus nebulosus	(L.,1758)						1		2						1	1	1	2	1					1		10
Leptura maculata	(Poda,1761)	13	8	6	7	7	10	10	18	22	26	34	51	16	5		3			8	23	4	5	8	3	287
Molorchus minor	(L.,1758)																2								1	3
Obrium brunneum	(F.,1792)					1		1				1	1	1				2						2	1	10
Oxymirus cursor	(L.,1758)						1					1														2
Pachytodes cerambyciformis	(Schrk.,1781)		6		3	2	5	1	2	1	7	3		4	4	11	1			1	1					52
Parmena balteus	(L.,1767)						1							1				1								3
Phymatodes testaceus	(L.,1758)			1		2											1							1		5
Phytoecia cylindrica	(L.;1758)																3				1					4
Pidonia lurida	(F.,1792)																				1					1
Plagionotus arcuatus	(L.,1758)	3	4	4				1	1																	13
Pogonocherus fasciculatus	(Deg.,1775)						1																			1
Pogonocherus hispidulus	(Pill.Mitt.,1783)										1		1	1												3
Prionus coriarius	(L.,1758)				1	2	1																			4
Pseudovadonia livida	(F.,1776)					1				1																2
Pyrrhidium sanguineum	(L.,1758)	1				1	2						1				1	1								7
Rhagium bifasciatum	F.,1775									2	3	1	10	2			3		4							25
Rhagium inquisitor	(L.,1758)						1	1			1					1										4
Rhagium mordax	(Deg., 1775)			4									6	3					1	1			1			16
Stenocorus meridianus	(L.,1758)									1	1	1								1		1		2	2	9
Stenostola dubia	(Laich.,1784)												1							1	3	1	1			7
Stenurella bifasciata	(Müll.,1776)	11	4								1						15	6								37
Stenurella melanura	(L.,1758)	23	10	53	169	72	108	31	22	343	254	227	182	330	11	14	33	9	2	8	26	1	6	17	4	1955
Tetropium castaneum	(L.,1758)						1										1									2
Total number of specimens		147	162	192	477	202	283	271	155	452	546	359	412	455	73	96	156	129	91	149	168	158	73	81	22	5309
Total number of species for each year		20	25	22	22	22	30	22	20	18	22	22	25	18	17	16	26	18	15	18	22	15	14	15	11	
Total number of species on both years		Site 1: 27		Site 4: 22		Site 3: 34		Site 11: 26		Site 5: 26		Site 6: 27		Site 12: 28	Site 2: 22		Site 7: 33			Site 8: 20		Site 10: 25		Site 9: 16		

horticola. *Hoplia argentea* is known to fly along edges visiting shrub as well as meadow flowers (HORION 1958), while *Phyllopertha horticola* has been observed feeding on shrub leaves and flowers (HORION 1958). Although site 10 is a clearing with a natural edge, it lacks flower-bearing shrubs, the main shrub species being *Corylus avellana*. This may explain the lesser abundance of the anthophilous species mentioned above.

The second division separates site 7 and site 94.12 from all the others. We have seen that after adjusting the abundance of *Rhagium bifasciatum* in 1995, site 94.12 appears alongside site 95.12 in another group. Therefore, site 12 will be discussed later.

Site 7 is one of the richest with 33 species. This is due to its structure, a natural edge bordering an oligotrophic meadow, as well as to its particular location. It is located at 880 m in a mixed stand but has very thermophilous characteristics. It hosts species normally found at this altitude, such as *Platycerus caprea*, rather linked to forests, as well as *Amphimallon atrum* and *Phytoecia cylindrica*,

Source : MNHN

more linked to edges. It contains species living in deciduous trees (*Leiopus nebulosus, Clytus arietis, Alosterna tabacicolor)* as well as species linked to coniferous trees (*Anthaxia helvetica, A. quadripunctata, Molorchus minor, Obrium brunneum*). It also hosts thermophilous species, such as the cerambycid *Stenurella bifasciata* and the buprestid *Anthaxia nitidula*, whose presence is quite surprising at such a high altitude. The ecology of *Stenurella bifasciata* is not very well known. It prefers xerothermous places (DEMELT 1966) and seems to develop in deciduous as well as in coniferous trees (BENSE 1995). Our study suggests that it prefers thermophilous natural edges because it has not been found in artificial clearings, not even in warm places. In our case *Anthaxia nitidula* is clearly linked to natural edges since its larva develops in arborescent Rosaceae, particularly in *Prunus* species (SCHAEFER 1949). Other thermophilous lowland species such as the buprestids *Agrilus sulcicollis* and *A. laticornis* or the cerambycids *Grammoptera abdominalis* and *Parmena balteus* have also been found on this site. Although they were captured as single specimens, their presence is not necessarily accidental.

The third division isolates site 2 which is mainly characterized by the presence of the lucanid *Platycerus caraboides*. This species indicates low altitude beech or mixed forests (KOCH 1992), which is the case for this site (555 m). Apart from this species, this site hosts a rather impoverished fauna reflecting the biotope condition. This artificial clearing, located in a dark, almost pure beech stand with small firs, does not provide favourable characteristics for these beetles.

The fourth division isolates artificial clearings in middle or high altitude forests in mixed (sites 5 and 6) or beech-dominated stands (site 95.12). They are characterized by some species favoured by tree felling such as *Anaglyptus mysticus, Rhagium bifasciatum, Pogonocherus hispidulus* and *Trichius fasciatus* living either in the small branches or in the stumps left after clearance. These four species seem favoured by artificial clearings but are not common enough to characterize all of them (sites 2, 3, 4, 5, 6, 11 and 12). In contrast, *Stenurella melanura, Corymbia rubra* and *Anastrangalia dubia*, which are also favoured by brash or stumps, apparently constitute better indicators, because of their higher abundance. *Corymbia rubra* lives mainly in rotten stumps and *Anastrangalia dubia* in dead trunks or branches, mainly of conifers, while *Stenurella melanura* develops in small rotten branches of deciduous and coniferous trees lying on the ground (BENSE 1995). Site 12, although located in a stand dominated by beech at a high altitude, appears therefore closer to the other artificial clearings than to the other high altitude beech stands on edges.

The difference in oak abundance between the sites could explain why all artificial clearings do not appear together, although they share several characteristic species. Sites 2, 5, 6 and 12 are located in stands with few oaks while on sites 3, 4 and 11 oaks are abundant and even dominant (site 4). As indicated below, oak stands host a very typical fauna, quite different from the other stands.

The four last sites (1, 3, 4 and 11), located in stands with a high oak proportion, are characterized by the buprestids *Agrilus sulcicollis, A. biguttatus* and *A. angustulus*, which live mainly in oak.

The last division separates sites 3 and 11 from sites 1 and 4. Sites 3 and 11 are located in mixed stands with a high oak proportion, but also with coniferous trees, with which species such as the buprestids *Anthaxia similis* and *A. quadripunctata* are associated.

The two last sites (1 and 4) are located in almost pure oak stands and display, besides the three mentioned *Agrilus spp.*, three other typical oak species, rarely recorded on the other sites: the cerambycids *Plagionotus arcuatus* and *Anoplodera sexgutatta,* and the buprestid *Anthaxia salicis.* In our study area, these three species appear quite rare and seem to require a high number of oaks in order to reach a sufficient density to be captured in our traps.

Site 1 is located on an edge, while site 4 is in an artificial clearing. This difference in structure is reflected in the presence of two edge species on site 1: the scarabaeid *Rhizotrogus aestivus* and the cerambycid *Agapanthia violacea*. These two species are very thermophilous, which explains why they have not been found on the other edges at a higher altitude.

COMPARISON BETWEEN INTERPRETATIONS BASED ON ECOLOGICAL KNOWLEDGE AND ON THE INDVAL METHOD

Globally, both methods yield quite similar results. However, generally the researcher is more selective than the statistical program. The former tends to exclude from the interpretation all the species whose ecology is not sufficiently known or seems irrelevant. By contrast, using no external information, the latter indicates a higher number of significant species at each level. In some cases it is useful in revealing the importance of species which may have been overlooked, while in other cases it selects statistically relevant species whose ecological significance, however, remains unclear.

These considerations are illustrated in the following examples.

The lucanid *Platycerus caprea* lives in old stumps in mountain beech and mixed forests (KOCH 1992). Its maximum IndVal index occurs at the first branching together with other mountain species, isolating sites 8, 9 and 10. Nevertheless, this species has been found on all 5 sites located in beech or mixed forests at high altitude (above 800 m) (sites 7, 8, 9 10 and 12). But its presence is not

Source : MNHN

sufficient to group these 5 sites together. Site 7 is located in a very sunny place and, in spite of its altitude, harbours several thermophilous species absent from the other mountain sites. Site 12 is located in an artificial clearing and lacks edge species.

On the other side of the first branching, *Anthaxia quadripunctata, Anastrangalia dubia* and *Corymbia rubra* have their maximal IndVal indices. These three species occur in sites with various proportions of conifers. Since these three species are common, even a small amount of coniferous trees is sufficient to reveal their presence. Furthermore, these three species are most abundant on sites with artificial clearings. This preference could explain why they are scarcer on site 7, located in a mixed forest with quite a high proportion of coniferous trees, but on an edge. The significance of these three species would not have been understood without the help of the IndVal method.

On the other hand, *Pachytodes cerambyciformis* is indicated as significant by the IndVal method but we have not been able to identify its ecological relevance. It shows its highest IndVal index at the third branching, isolating site 2. This is also a common species, the biology of which is not very well known. According to BENSE (1995) it develops in deciduous trees, and probably in coniferous trees as well. GUTOWSKI(1988) indicates the presence of its larva in tree roots. This species has been found in almost all our sites, with slightly higher numbers on site 2.

CONCLUSION

This study shows that differences in forest and ecotone types are reflected in the beetle fauna, the different site groups being well characterized by their beetle communities. Our richest sites (sites 3 and 7, with more than 30 species) are located in mixed stands with a sparse tree cover and a good variety of trees. This species richness is of course very interesting in itself but also because of the presence of rarely captured species such as the cerambycids *Prionus coriarius, Cortodera femorata, Grammoptera abdominalis* or the buprestid *Agrilus laticornis*. Nevertheless, species richness is not the only criterion to be taken into account. For instance, oak stands host typical species, which are not found in other forest types. In this region, oak is not a common tree since it can only grow at low altitude where most of the land is already cultivated or occupied by other human activities. Therefore, typical oak species, such as *Agrilus sulcicollis, A. biguttatus, Plagionotus arcuatus* or *Anoplodera sexguttata* are of considerable interest. They can be considered as indicators of well structured forests, where one can expect the presence of rare or uneasily caught species.

Not only the presence of the host-plant is important, but also its stage of development. The buprestid *Agrilus biguttatus*, whose pupal cell is in oak bark (WACHTENDORF 1955), needs large-size oaks with thick bark in order to complete its development.

Other interesting species are those found in natural edges (*Hoplia argentea, Anthaxia nitidula, Rhizotrogus aestivus, Agapanthia violacea* or *Phytoecia cylindrica*). This type of biotope has also become rare since contact between open landscapes and forests is usually very sharp.

Species found mainly in artificial clearings and which are favoured by stumps or branch heaps (*Stenurella melanura, Corymbia rubra, Anastrangalia dubia* and *A. sanguinolenta*) are generally common. But, in these biotopes, we have also observed less common species, such as *Prionus coriarius* which needs decaying stumps for its development.

Even common species need warmth as well as appropriate breeding sites for their larval development. They are consequently almost absent from the closed forests (BARBALAT 1996b), which dominate in our region. Artificial clearings can therefore be considered as an element diversifying the often too dark forests, as long as they remain limited to a reasonable extent. In order to maintain a maximum beetle diversity in our forests, it is important to retain a high variety of trees as well as diversified forest structures, such as edges and clearings.

AKNOWLEDGEMENTS

We would like to express our deep thanks to Prof. W. MATTHEY for supervising this study, to Dr. M. NIEHUIS and two anonymous reviewers for their helpful comments on the manuscript, as well as to M. PLACHTA and P. JUNOD for their collaboration. We thank also Dr. M. DUFRENE, of the University of Louvain-la-Neuve (Belgium), who has made available to us a preprint of the DUFRENE & LEGENDRE paper and the IndVal program and E. MITCHELL for the correction of the english text.

REFERENCES

ALLENSPACH, V., 1970.– *Coleoptera: Scarabaeidae, Lucanidae.* Insecta helvetica, Lausanne: 186 p.

BARBALAT, S., 1995.– Efficacité comparée de quelques méthodes de piégeage sur certains Coléoptères saprophages ou xylophages et influence de l'anthophilie sur le résultat des captures. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat.* 118: 39-52.

BARBALAT, S., 1996a.– Faunistique de quelques Coléoptères Buprestides capturés dans les Gorges de l'Areuse (Neuchâtel, Suisse). *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat.*: 37-45.

BARBALAT, S., 1996b.– Influence de l'exploitation forestière sur trois familles de Coléoptères liés au bois dans les Gorges de l'Areuse (Canton de Neuchâtel, Suisse). *Rev. Suisse Zool.* 103 (2): 1-12.

BARBALAT, S. (submitted). Importance of forest structures on four beetle families (Col. Buprestidae, Cerambycidae, Lucanidae and phytophagous Scarabaeidae) in the Areuse Gorges (Neuchâtel, Switzerland).

Source : MNHN

BENSE, U., 1995.– *Longhorn Beetles. An illustrated key to the Cerambycidae and Vesperidae of Europe*. Margraf, Weikersheim: 512 p.

BRAUNS, A., 1964.– *Taschenbuch der Waldinsekten*. Gustav Fischer, Jena: 817 p.

DAJOZ, R., 1966.– Ecologie et biologie des Coléoptères xylophages de la hêtraie I. *Vie et milieu* 17: 536-735.

DEMELT VON, C., 1966.– Bockkäfer oder Cerambycidae. *Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile*. 52: 115 p.

DUFRENE, M. & LEGENDRE, P., 1997.– Species assemblages and indicator species definition: the need of an asymmetrical and flexible approach. *Ecological monographs* (in press).

GEISER, R., 1984.– Rote Liste der Käfer. *In*: Blab, J.; Nowak, E.; Trautmann, W. & Sukopp, H. (eds), *Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland*. Naturschutz Aktuell 1. Kilda, Greven: 75-114.

GUTOWSKI, J., 1985.– Distribution of cerambycid beetles (Coleoptera: Cerambycidae) in various forest site types in Bialowieza Primeval Forest. *Parki Nar. Rez. Przyr.* 6 (1): 77-94. (in Polish)

GUTOWSKI, J., 1988.– The role of Cerambycidae and Buprestidae (Coleoptera) in forest ecosystems and some remarks on their economical significance. *Warsaw Agricultural University SGGW-AR, IVth Symposium on the Protection of Forest Ecosystems*: 165-175.

GUTOWSKI, J., 1995.– Changes in communities of longhorn and buprestid beetles (Coleoptera: Cerambycidae, Buprestidae) accompanying the secondary succesion of the pine forests of Puszcza Bialowieska. *Fragm. Faunist.* 38 (20): 389-409.

HARTMANN, K. & SPRECHER, E., 1990.– Ein Beitrag zur Insektenfauna des Arlesheimer Waldes unter Berücksichtigung der Holzbewohnenden Käfer. *Tätigkeitberichte der Naturforschenden Gesellschaft Baselland* 36: 75-124.

HILL, M.O., 1979.– TWINSPAN - A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes. Cornell University Ithaca, New York.

HORION, A., 1958.– *Faunistik der mitteleuropäischen Käfer*. Band 6: Lamellicornia. Selbstverlag. Überlingen: 343p.

KOCH, K., 1992.– *Die Käfer Mitteleuropas, Ökologie*. Band 3, Goecke & Evers, Krefeld: 389 p.

LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P., 1984.– *Ecologie numérique*. 2e éd. Masson, Paris et Québec, 2 vol: 260 et 335 p.

LEGENDRE, P. & VAUDOR, A., 1991.– *The "R" package. Multivariate data analysis, spatial analysis*. Université de Montréal, Dép. de sciences biologiques, C.P.6128, succursale "Centre Ville", Montréal, Québec, Canada, H3C 3J7.

LUCHT, W., 1987. - *Die Käfer Mitteleuropas. Katalog*. Goecke & Evers. Krefeld: 342p.

LOHSE, G. A. & LUCHT, W., 1992.– *Die Käfer Mitteleuropas*. Band 13, Goecke & Evers, Krefeld: 375 p.

PALM, T., 1959.– *Die Holz- und Rindenkäfer der Süd- und Mittelschwedischen Laubbaüme*. Opusc. entom. Suppl. XVI, Lund: 374 p.

SCHAEFFER, L., 1949.– *Les Buprestidae de France*. Miscellanea entomologica. Paris: 511 p.

STARZYK, J., 1976.– Grouping of Cerambycids (Coleoptera, Cerambycidae) on the background of types of environnement of the Niepolomice Forest near Krakow. *Acta Agr. Silv., Series Silvestris* 16: 131-152 (in Polish).

STARZYK, J., 1977.– Influence of the stand age upon the quality of the composition and the numerousness of the timber beetles (Col. Cerambycidae) in the Niepolomice Forest. *Acta Agr. Silv., Series Silvestris* 17: 117-135. (in Polish)

STARZYK, J., 1979.– Cerambycidae communities (Col. Cerambycidae) occurring in various phytosociological forest types of Niepolomice Forest near Krakow. *Z. ang. Ent.* 88: 44-55.

STARZYK, J. & WITKOWSKI, Z., 1981.– Changes of the parameters describing the cambio- and xylophagous insect communities during the secondary succession of the oak-hornbeam association in the Niepolomice Forest near Krakow. *Z. ang. Ent.* 91: 525-533.

WACHTENDORF, W., 1955.– Beiträge zur Kenntnis der Eichenprachtkäfer *Agrilus biguttatus* Fabr. und *Coraebus undatus* Fabr. *(Col. Bupr.)*. *Z. ang. Ent.* 37: 327-339.

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

Introduction

Nous avons étudié la distribution de certains Coléoptères (Col., Buprestidae, Cerambycidae, Scarabaeidae phytophages et Lucanidae) dans des écotones forestiers, situés dans trois types de forêts présentant des caractéristiques différentes. Notre but est de grouper les espèces selon les milieux qu'elles colonisent, ainsi que d'estimer dans quelle mesure la faune coléoptérologique reflète les caractéristiques de ces écotones.

Matériel et méthodes

Nous avons choisi 12 stations dans différents types de forêts : chênaie, hêtraie et forêt mixte. La plupart des clairières présentes dans notre zone d'étude sont artificielles et ont été ouvertes par les forestiers afin de favoriser les essences héliophiles comme le chêne et le pin. Ce type d'exploitation n'est pas utilisé en hêtraie, étant donné que le hêtre croît bien à l'ombre.

La saison de piégeage a duré de fin avril à début septembre en 1994 et 1995. Nous avons utilisé des pièges-fenêtres et des assiettes colorées jaunes et blanches (BARBALAT, 1995) et placé deux pièges de chaque type dans chacune de nos stations.

Pour l'analyse des données, nous avons utilisé la procédure suivante. Les échantillons ont d'abord fait l'objet d'un groupement à liens complets. Chacune des 12 stations était représentée dans la matrice de données par deux objets, à savoir les captures totales pour les années 1994 et 1995. Nous avons effectué le groupement sur une matrice de similarités basée sur l'indice de Steinhaus (LEGENDRE & LEGENDRE, 1984) calculée sur des données d'abondance transformées [$y' = \ln (y + 1)$]. Les résultats ont ensuite été interprétés de deux façons. La première, empirique, se base sur l'expérience de terrain et la connaissance de l'autoécologie des espèces; la deuxième, statistique, utilise la nouvelle méthode IndVal permettant le calcul de valeurs indicatrices pour les espèces (DUFRENE & LEGENDRE, sous presse).

Résultats et Discussion

Nous avons capturé 65 espèces (13 Buprestides, 41 Cérambycides, 8 Sacarabéides phytophages et 3 Lucanides) totalisant 5309 individus.

A l'exception de la station 12, toutes les stations ont donné des résultats similaires en 1994 et 1995.

Le groupement a produit six groupes interprétables. Le premier (stations 8, 9 et 10), situé en lisière de hêtraie au dessus de 800 m, est caractérisé par trois Scarabéides.

Le deuxième groupe ne contient que la station 7, l'une des plus riches avec 33 espèces. Elle comprend aussi bien des espèces d'alti-

Source : MNHN

tude que des thermophiles de plaine. De par sa situation en forêt mixte, elle présente des espèces de feuillus et de conifères.

Le troisième groupe ne comprend que la station 2 caractérisée par *Platycerus caraboides.*

Dans le quatrième groupe, nous trouvons des stations situées dans des trouées artifcielles à moyenne ou haute altitude, dans des peuplements mixtes (stations 5 et 6) ou en hêtraie (station 12). Elles sont caractérisées par des espcèces favorisées par les coupes.

Le cinquième groupe comprend les stations 3 et 11 qui sont situées dans des forêts mixtes avec une importante proportion de chênes, mais également avec quelques conifères.

Les deux dernières stations (1 et 4) se trouvent dans des chênaies presque pures et sont caractérisées par des espèces liées à cette essence.

Conclusion

Cette étude montre que la faune coléoptérologique reflète les différences entre les types de forêts et d'écotones, les différents groupes de stations étant assez bien caractérisés par leurs communautés de Coléoptères. Les trouées artificielles sont à considérer comme éléments diversifiant les forêts souvent trop sombres, tant qu'elles se limitent à des surfaces relativement restreintes. Le maintien d'une diversité maximale de Coléoptères dans nos forêts passe la conservation d'une grande variété d'essences ainsi que par des structures forestières diversifiées, telles que les lisières et les clairières.

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (3) 1997 : 209-216

ANALYSE TEMPORELLE ET STRUCTURALE DE LA RELATION ORTHOPTÈRES - VÉGÉTATION*

Eric BONNET [1], Askolds VILKS [2], Jean-François LENAIN [3] et Daniel PETIT [2]

[1] *S.E.L., 46 avenue Garibaldi, 87000 Limoges (E-mail bonnet@unilim.fr)*
[2] *Laboratoire de B.C.V.E.L, Faculté des Sciences, Limoges.*
[3] *L.A.S.E.H, Faculté des Sciences, Limoges.*

SUMMARY
(original scientific paper)

TEMPORAL AND STRUCTURAL ANALYSIS OF THE RELATIONSHIPS BETWEEN ORTHOPTERA AND VEGETATION.
The authors carry out a study on a grasshopper community in a protected zone of the Limousin region. The relationship between the floristic composition of the stations and the grasshopper composition is evaluated over three months (July, August and September) with NMDS analysis and Mantel's test. Correlations (Spearman's rho) between vegetation factors (height, diversity, compacity and relative humidity) and the density of Orthoptera are also studied. Orthopteran community is more closely adjusted to floristic composition in August and September than in July. Density and diversity of Orthoptera are linked to vegetation compacity and diversity, and specially to the group Gramineae, Cyperaceae and Joncaceae. Results are commented according to the literature.

KEY WORDS : NMDS - Mantel's test - Orthoptera - Structure - Vegetation - Time - Biodiversity.

RÉSUMÉ
(travail original)

Les auteurs présentent une analyse d'un peuplement d'Orthoptères sur un site naturel protégé de la Haute-Vienne (Limousin). La relation entre la composition floristique des stations et la composition en Orthoptères est examinée sur trois mois (en juillet, août et septembre) par NMDS et test de Mantel. Les corrélations (rho de Spearman) entre descripteurs de la végétation (hauteur, diversité, compacité, humidité relative) et densité des Orthoptères sont aussi examinées. Le peuplement d'Orthoptères est mieux ajusté à la végétation en août et septembre qu'en juillet. La densité et la diversité des Orthoptères sont liées à la diversité et à la compacité des végétaux, et spécialement au groupe des graminées, cypéracées et joncacées. Les résultats sont discutés par rapport aux données de la littérature.

MOTS CLÉS : NMDS - Test de Mantel - Orthoptères - Structure - Végétation - Temps - Biodiversité.

INTRODUCTION

Une part importante du travail de l'écologiste consiste à essayer de mettre en évidence les principaux facteurs de structuration des communautés animales ou végétales. Plusieurs techniques statistiques sont disponibles pour mener à bien cette tâche. Cela consiste dans la plupart des cas à comparer deux types de variabilité : une liée à la communauté étudiée et l'autre liée aux facteurs que l'on cherche à tester. Nous proposons une analyse basée sur deux techniques peu employées : une approche descriptive (NMDS plus analyse Canonique) et une approche inférentielle (test de MANTEL). Une approche plus classique par calcul de coefficients de corrélation (rho de SPEARMAN) entre variables structurantes et densité des Orthoptères est aussi présentée.

Parmi les facteurs de structure, on peut distinguer pour les animaux terrestres les facteurs de l'habitat (structure et composition de la végétation par exemple) et les facteurs interspécifiques *sensu lato* (prédation, compéti-

* Manuscrit reçu le 31 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 2 juin 1997.

Source : MNHN

tion, parasitisme). La composition et la structure de la végétation devraient influencer fortement la structure des communautés de consommateurs primaires (herbivores) et parmi ceux-ci les insectes, qui constituent une part très importante de la pyramide des consommateurs. Dans ce travail, nous nous intéressons plus particulièrement aux Orthoptères, insectes qui se trouvent préférentiellement dans les milieux ouverts (GUÉGUEN, 1983). Ils sont bien caractéristiques de ce type d'écosystème (VOISIN, 1979 ; PETIT, 1991 ; BONNET & PETIT, 1994) et constituent un sujet d'études pratique et indicateur (GUÉGUEN, 1989). La zone d'études choisie est un site Z.N.I.E.F.F (Zone Naturelle d'Intérêt Écologique Faunistique et Floristique) du nord de la Haute-Vienne (Limousin, France).

La plupart des travaux étudiant la relation Orthoptères - végétation ont été effectués sur le groupe des Caelifères (criquets). Caractériser l'habitat végétal des criquets est un souci des auteurs depuis longtemps (VESTAL, 1913 ; LENSINK, 1963). La répartition des criquets du point de vue du microhabitat n'est pas aléatoire. Il y a des préférences bien définies pour la plupart des espèces (JOERN, 1982). La composition taxonomique et la structure de la végétation jouent un rôle important dans la sélection des habitats par les criquets (ANDERSON, 1964). Le type d'habitat influence non seulement la présence des espèces, mais aussi leur abondance relative. Nous nous proposons d'étudier l'aspect temporel dans la structuration d'un peuplement d'Orthoptères et d'essayer de dégager l'influence de tel ou tel descripteur de la végétation (diversité, hauteur, compacité...). Ce genre d'approche a été très peu envisagé chez les Orthoptères (KEMP *et al.*, 1990) mais existe pour d'autres groupes animaux (BLONDEL, 1979 ; BARBAULT, 1992). Par exemple, il est connu que la stratification de la végétation influe sur le choix de l'habitat par les oiseaux (BERSIER & MEYER, 1994) et leur diversité (ERDELEN, 1984) tandis que la composition floristique intervient à plus petite échelle (BERSIER & MEYER, 1994).

MÉTHODES

SITES ET RELEVÉS

La tourbière du ruisseau des Dauges (altitude 560 m, commune de Saint-Léger-la-Montagne) est située au nord du département de la Haute-Vienne (Limousin). C'est une zone protégée par un arrêté préfectoral de protection de biotope. Elle a la forme d'une cuvette avec des zones tourbeuses caractéristiques, entourée de zones boisées et de prairies plus ou moins humides. Ce site est particulièrement peu perturbé (fauchages et pâturages très légers), ce qui est important pour que les peuplements d'Orthoptères soient bien installés et équilibrés par rapport au milieu.

Quatorze stations (prairies, sous-bois et landes) sont inventoriées par des relevés phytosociologiques (méthode de BRAUN-BLANQUET, 1964). Les relevés entomologiques sont faits selon une méthodologie classique (GUÉGUEN, 1976). Pour plus de détails dans la méthodologie et les caractéristiques des stations prospectées, voir BONNET & PETIT (1996).

DESCRIPTEURS DES PEUPLEMENTS D'ORTHOPTERES

La densité (D...) et la diversité (S...) des insectes par milieu sont estimées en juillet, août et septembre 1994, en début de mois (DJUI, DAOU, DSEP et SJUI, SAOU, SSEP, respectivement). La densité est calculée sur la base des dénombrements des adultes et rapportée au m^2. Une matrice densité espèces - stations est construite pour chaque mois de l'étude. La diversité est estimée par l'indice de SHANNON (SHANNON, 1948) :

$$H' = -\sum_{i=1}^{p} \frac{ni}{N} \log^2 \frac{ni}{N} \qquad (1)$$

avec p nombre total d'espèces, N nombre total d'individus par station, n_i nombre d'individus de l'espèce i.

DESCRIPTEURS DE LA VÉGÉTATION

Les descripteurs de la végétation sont estimés une seule fois pour toute la durée de l'étude : la vallée du ruisseau des Dauges a été suffisamment arrosée pendant l'été 1994 pour qu'il n'y ait pas de changement majeur tout au long des trois mois de l'étude.

HAUTEUR

La hauteur moyenne de la végétation de chaque station (HAU) est estimée en centimètres.

HUMIDITÉ

Les stations sont rangées par ordre croissant de degré d'humidité d'après la composition floristique (par exemple *Querco Fagetea* milieu sec indice 1, *Caricetea Fuscae* milieu humide indice 6). Ces indices relatifs (HUM) constituent des valeurs semi-quantitatives ordonnées (variables ordinales), sans progression métrique entre les valeurs.

COMPACITÉ

Cet indice est calculé d'après les coefficients phytosociologiques d'abondance-dominance. Les coefficients attachés à chaque espèce sont convertis en pourcentages r_i de recouvrement (+ : 2 %, 1 : 7 %, 2 : 15 %, 3 : 35 %, 4 : 65 %, 5 : 80 %) et la somme $\sum^{ri}$ par station constitue

Source : MNHN

l'indice de compacité végétale. La compacité est ainsi estimée de façon totale [tous les végétaux (COT)], pour les "herbes" (joncacées, cypéracées et graminées = CHE), pour les graminées (COG) et enfin pour les dicotylédones (CFO).

DENSITÉ

La densité des espèces végétales est estimée pour chaque espèce par la valeur : $\frac{ri}{\sum ri}$ (comprise entre 0 et 1).

Une matrice densité espèces végétales - stations est construite.

DIVERSITÉ

La proportion p_i de chaque espèce végétale i par station, qui correspond au terme $\frac{ni}{N}$ de l'équation (1) est estimée à partir des pourcentages relatifs r_i :

$$\frac{ni}{N} = \frac{ri}{\sum ri}$$

Cela nous permet d'estimer l'indice de SHANNON pour la flore par milieu. Ce calcul est fait pour toutes les espèces (SHT), pour les "herbes" (joncacées, cypéracées et graminées = SHE), pour les graminées (SHG) et enfin pour les dicotylédones (SFO).

L'ensemble des valeurs des descripteurs de l'entomofaune et de la végétation est présenté dans le tableau I.

COMPARAISON ORTHOPTÈRES - VÉGÉTATION DANS LE TEMPS

Chaque station prospectée est caractérisée par la densité des Orthoptères et la densité estimée des espèces végétales. Afin d'apprécier l'ajustement entre Orthoptères et végétation, il faut comparer les mêmes objets décrits par les Orthoptères d'une part et par la végétation d'autre part, c'est-à-dire les stations. Pour cela, on construit 2 tableaux distincts de similarités entre stations à partir de 2 ensembles de descripteurs (O et F) qu'il est alors possible de comparer mois par mois. L'indice de similarité choisi est le coefficient rho de SPEARMAN, pour sa robustesse.

Nous prenons en outre deux précautions :

• Les espèces d'Orthoptères ayant une densité trop faible sont écartées (9 espèces sont retenues en juillet, 10 en août et 7 en septembre).

• Certaines stations en juillet et septembre ont une densité nulle en Orthoptères. Elles sont retirées de l'analyse pour pouvoir travailler avec les mêmes stations que dans les analyses de corrélations entre descripteurs. Par souci de symétrie, les mêmes stations sont supprimées dans les tableaux stations-densité des espèces végétales (soit 10 stations en juillet, 13 en août et 10 en septembre).

Pour comparer les matrices O et F mois par mois, nous avons choisi deux approches : une approche descriptive basée sur la comparaison d'analyses multivariées

TABLEAU I.– Valeur des descripteurs du peuplement d'Orthoptères et de la végétation par station. Pour les abréviations, voir le texte. Les valeurs manquantes pour l'indice de SHANNON correspondent aux stations où il y avait une seule espèce et un seul individu ou moins (calcul impossible).

Values of Orthopteran and vegetation descriptors by station. See text for details. Missing values for SHANNON index correspond to the stations for which calculations were not possible (1 specimen and 1 species or 0).

	Orthoptères						Végétation									
Station	DJUI	DAOU	DSEP	SJUI	SAOU	SSEP	SHT	COT	HAU	HUM	SHG	COG	SHE	CHE	SFO	CFO
1	0.67	0.73	0.33	1.83	1.31	0.96	2.56	187	70	5	0.72	72	1.67	156	0.89	31
2	1.40	0.67	1.33	1.65	2.24	1.75	2.77	173	20	6	0.56	24	1.66	83	0.51	21
3	1.00	1.07	0.87	1.23	0.89	1.66	2.83	172	25	1	1.31	111	1.63	126	1.2	46
4	0.87	2.13	0.00	1.56	1.65		2.91	193	60	5	1.07	89	1.52	124	1.39	69
5	2.83	0.17	0.00	0.00	0.99		2.72	54	20	1	1.21	32	1.4	34	0.37	4
6	0.53	0.87	0.80	2.14	1.97	1.47	3.5	186	90	6	0	15	1.57	99	1.34	57
7	0.13	0.13	0.07	0.99	0.99	0.00	2.17	163	60	4	0	7	0.73	44	1	100
8	0.33	0.33	0.13	1.51	0.72	0.00	2.66	147	35	5	0.56	37	0.84	46	0.76	30
9	0.40	0.67	0.33	0.65	1.48	0.96	2.16	145	35	5	1.01	100	1.3	109	0.53	21
10	0.00	0.13	0.20		0.99	0.00	1.75	103	40	4	0	7	0.68	22	0.69	72
11	0.00	0.20	0.13		0	0.99	1.73	120	30	3	0	7	0	7	1.13	104
12	0.07	0.27	0.07	0.00	0.81		2	139	40	4	0	15	0.57	22	0.42	17
13	0.07	0.07	0.00	0.00	0	0.00	1.46	107	60	2	0	7	0	7	1.07	98
14	0.00	0.13	0.07		0	0.00	1.57	115	65	5	0	80	0.47	84	0.63	22

Source : MNHN

(NMDS) et une approche inférentielle en testant l'ajustement des matrices par un test de randomisation (test de MANTEL).

APPROCHE MULTIVARIÉE : NMDS ET ANALYSE CANONIQUE

Les méthodes d'ordination cherchent à représenter un ensemble de données dans un espace de dimensions réduites tout en gardant un maximum de la variabilité de la matrice de départ. Les différentes techniques diffèrent dans la méthode d'optimisation de la représentation des données. Le principe du NMDS est simple : il s'agit d'ordonner les données dans un espace de dimensions réduites de façon à ce que les distances entre points reflètent au mieux les dissimilarités de la matrice de départ (SHEPARD, 1962 ; KRUSKAL, 1964). Il ne fait pas l'hypothèse d'une relation linéaire entre les variables mais simplement d'une relation monotone. L'ajustement se fait par approximations successives avec mesure du stress (variable mesurant la déviation par rapport à la monotonicité). Dans notre cas, cette technique est particulièrement indiquée compte tenu de la forte proportion de valeurs nulles des matrices espèces (végétales et animales)-stations. Rappelons que les densités ont été volontairement normalisées par relevé, autant pour les Orthoptères que pour les végétaux : les proximités entre stations obtenues par NMDS sont de ce fait indépendantes de la quantité globale d'individus et ne dépendent plus que des proportions relatives des espèces entre elles à l'intérieur de chaque station, ce qui correspond bien à l'information que nous souhaitons analyser.

Nous obtenons ainsi deux représentations des stations, une en fonction des végétaux et une en fonction des Orthoptères. Il n'est pas possible de comparer ces représentations telles quelles car les axes issus des deux NMDS ne sont évidemment pas les mêmes. L'analyse canonique (LEGENDRE & LEGENDRE, 1984) permet d'obtenir une représentation commune aux deux analyses. Cette technique permet de comparer 2 groupes de variables mesurées sur les mêmes individus : dans notre cas, le premier groupe de variables est constitué par axes F_1 et F_2 obtenus par NMDS des densités des espèces végétales. Le deuxième groupe de variables est formé par les axes O_1 et O_2 obtenus par NMDS des densités d'Orthoptères. Une analyse canonique réalisée chaque mois permet de visualiser le lien entre ces deux représentations des stations et sa variation dans le temps. Lorsque les axes sont pratiquement confondus, cela signifie que les deux représentations sont très voisines et que deux stations proches par leur profil de densités végétales le sont aussi par leur profil de densités en Orthoptères. Une comparaison par analyse Procuste aurait aussi été possible.

APPROCHE INFÉRENTIELLE : TEST DE MANTEL

Ce test permet de comparer la similarité de deux matrices de type symétrique (MANTEL, 1967). Lorsque les éléments des matrices sont centrés et réduits, l'association entre les éléments aij et bij de deux matrices a et b est mesurée par le coefficient $\sum aijbij$ (MANLY, 1991). La signification de la valeur de ce coefficient est testée par comparaison avec la distribution statistique obtenue en permutant au hasard les vecteurs (lignes et colonnes) d'une des deux matrices. 5000 itérations ou randomisations sont un minimum pour un seuil de décision de p = 0,05. La position de la valeur initiale dans la distribution nous permet de calculer une probabilité associée à la similarité des matrices. Une probabilité inférieure à 0,05 indique une similarité significative des matrices.

Le test est réalisé mois par mois.

CORRÉLATIONS ENTRE DESCRIPTEURS

Les corrélations entre les descripteurs de l'entomofaune (DJUI, DAOU, DSEP, SJUI, SAOU, SSEP) et de la végétation (SHT, SHG, SFO, SHE, COT, COG, CFO, CHE, HAU, HUM) sont calculées (cf. TAB. III). Nous avons choisi là aussi le coefficient de corrélation sur les rangs de SPEARMAN (rho), car il ne présuppose aucune distribution particulière des données et est bien adapté aux faibles effectifs (14 valeurs maximum par descripteur). La signification du coefficient a été testée par transformation en variables de STUDENT (LEGENDRE & LEGENDRE, 1984 ; CAPERAA et VAN CUSTEN, 1989 : cf. théorème III-3-10, p. 267) : $t = \sqrt{n-2} \cdot rho / \sqrt{1-rho^2}$, avec n-2 degrés de liberté.

LOGICIELS

Le programme du test de MANTEL, développé en langage TurboBASIC™ sous le système d'exploitation MS-DOS™, est disponible sur simple demande aux auteurs (freeware). Les autres statistiques (corrélation de SPEARMAN, NMDS, analyse canonique) sont réalisées avec le logiciel SYSTAT™ (WILKINSON, 1990).

RÉSULTATS

COMPARAISON DES DENSITÉS DE L'ENTOMOFAUNE ET DE LA FLORE AU COURS DE LA SAISON

L'analyse canonique sur les axes de projection des NMDS (voir FIG. 1) montre que les cartes issues de l'analyse de la végétation et de l'entomofaune sont très similaires en août et septembre (O1 et F1 très proches de même que O2 et F2), mais beaucoup moins en juillet. On notera que les axes 1 et 2 sont perpendiculaires, signe que les axes de NMDS sont indépendants (covariance nulle).

Source : MNHN

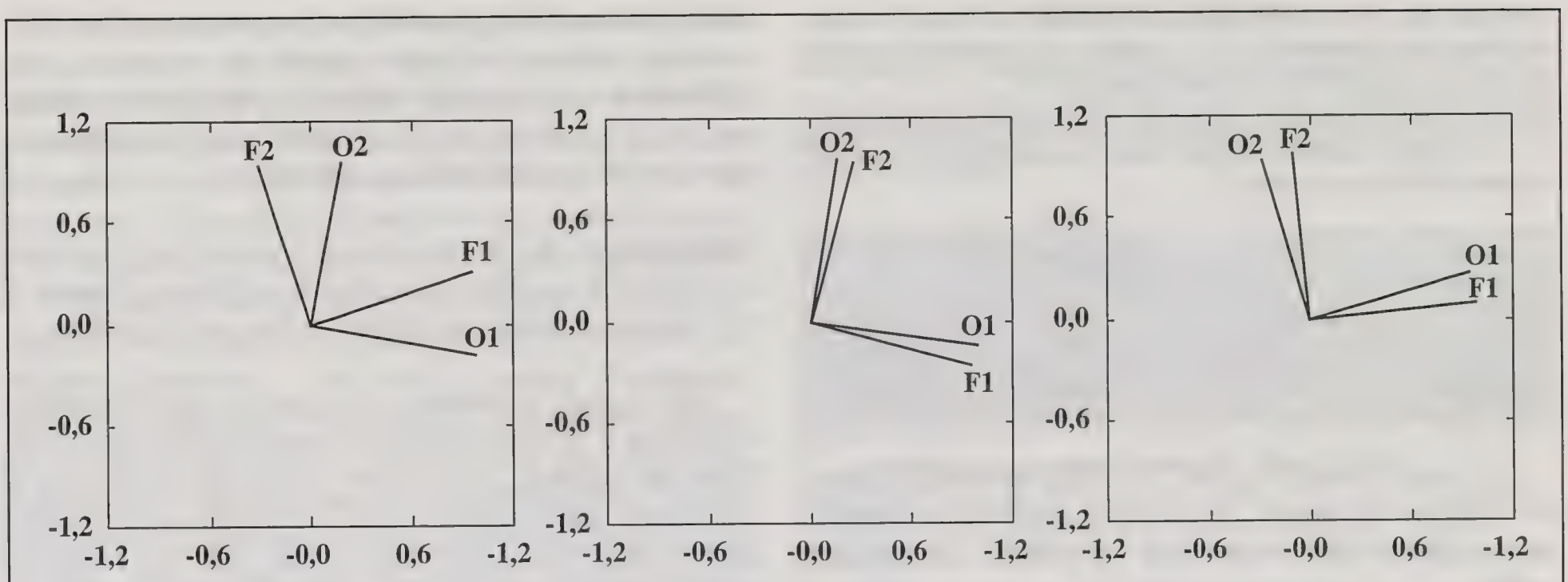


Fig. 1.– Corrélations canoniques des axes issus des NMDS des stations définies par la flore (axes F1 et F2) et par les Orthoptères (axes O1 et O2).

Canonical correlation for the NMDS analysis axes defined by the flora (F1 and F2 axes) and the Orthoptera (O1 and O2 axes).

A

	DJUI	DAOU	DSEP	SJUI	SAOU	SSEP
DJUI						
DAOU	0.640					
DSEP	0.244	0.495				
SJUI	0.359	0.704	0.600			
SAOU	0.656	0.611	0.444	0.658		
SSEP	0.714	0.790	0.857	0.503	0.527	

B

	DJUI	DAOU	DSEP	SJUI	SAOU	SSEP
SHT	0.824	0.809	0.362	0.688	0.725	0.640
COT	0.486	0.820	0.431	0.899	0.619	0.631
HAU	-0.342	-0.020	-0.161	0.381	0.034	-0.425
HUM	0.114	0.409	0.417	0.766	0.585	0.231
SHG	0.815	0.618	0.141	0.019	0.372	0.460
COG	0.515	0.647	0.219	0.221	0.236	0.318
SHE	0.855	0.777	0.571	0.762	0.788	0.608
CHE	0.567	0.777	0.449	0.697	0.547	0.436
SFO	-0.029	0.380	0.051	0.468	0.024	0.182
CFO	-0.443	-0.186	-0.095	0.253	-0.218	-0.232

C

	SHT	COT	HAU	HUM	SHG	COG	SHE	CHE	SFO	CFO
SHT										
COT	0.697									
HAU	-0.106	0.301								
HUM	0.335	0.591	0.386							
SHG	0.595	0.310	-0.455	-0.113						
COG	0.429	0.396	-0.103	0.205	0.778					
SHE	0.838	0.715	-0.069	0.401	0.675	0.539				
CHE	0.621	0.742	0.238	0.458	0.622	0.825	0.792			
SFO	0.284	0.512	0.421	0.018	-0.026	0.000	0.084	0.260		
CFO	-0.207	0.090	0.337	-0.192	-0.420	-0.503	-0.330	-0.240	0.770	

Tableau II.– Valeurs des coefficients de corrélation de Spearman pour ls descripteurs du peuplement d'Orthoptères entre eux [A], pour les descripteurs de la végétation entre eux [C] et pour les coefficients croisés orthoptères-végétation [B]. Les chiffres en grisé sont significatifs au seuil de 5 % (variables de Student).

Values for Spearman's correlation coefficient for Orthopteran descriptors [A], vegetation descriptors [C] and between Orthoptera and vegetation descriptors [B]. Grey cells correspond to significant values at the 5% level (Student variable).

Source : MNHN

TABLEAU III.– Test de Mantel sur les matrices O et F pour les mois de juillet, août et septembre. R = coefficient de corrélation entre les matrices ; p = probabilité bilatérale associée à R.

Mantel's tests on O and F matrices for July, August and September. R = correlation coefficient between the two matrices ; p = two-tailed probability associated to R.

	R	Itérations	p
Juillet	0.313	10000	0.12
Août	0.576	10000	0.0002
Septembre	0.620	10000	0.0002

Le test de MANTEL (voir TAB. III) confirme le résultat de l'analyse canonique : les corrélations entre les matrices sont significatives en août et septembre, mais pas en juillet.

COMPARAISON DES DESCRIPTEURS DE L'ENTOMOFAUNE ET DE LA VÉGÉTATION

Le tableau II présente les corrélations (rho de SPEARMAN) entre les différents descripteurs.

DESCRIPTEURS DE L'ENTOMOFAUNE

La corrélation entre diversité et densité des Orthoptères est de plus en plus forte au cours de la saison : corrélations significatives en août et septembre (TAB. IIA).

DESCRIPTEURS DE LA VÉGÉTATION

Les corrélations entre descripteurs de la végétation sont exprimées dans le tableau IIC. D'une manière générale la diversité est liée à la compacité pour chaque catégorie (totale, herbes, dicotylédones, graminées). Les descripteurs des herbes et des dicotylédones sont liés entre eux, ainsi qu'aux estimateurs totaux. L'humidité n'est liée qu'à la compacité totale. Par exemple le sous-bois, milieu le plus sec, possède une végétation clairsemée, donc une compacité faible. La hauteur est indépendante des autres paramètres.

DESCRIPTEURS DE L'ENTOMOFAUNE ET DE LA VÉGÉTATION

Parmi les descripteurs de la végétation, des différences quant aux corrélations significatives avec les descripteurs de l'entomofaune apparaissent nettement tout au long des trois mois (TAB. IIB).

juillet.– Densité et diversité des insectes sont liées à la diversité et à la compacité totale des végétaux, à la diversité et la compacité des herbes. La densité des insectes est liée à la diversité des graminées. La diversité des insectes est liée à l'humidité.

Août.– Densité et diversité des insectes sont liées à la diversité et à la compacité totale des végétaux, à la diversité et compacité des herbes. La densité des insectes est liée à la densité et à la diversité des graminées. La diversité des insectes est liée à l'humidité.

Septembre.– La diversité des insectes est liée à la diversité et à la compacité totale des végétaux. Densité et diversité des insectes sont liées à la diversité des herbes.

En résumé, la diversité et la densité des Orthoptères sont liées à la diversité et la compacité des végétaux. Parmi les végétaux, les "herbes" (joncacées, cypéracées et graminées) influencent à la fois la densité et la diversité des Orthoptères en juillet et août. La diversité des Orthoptères est liée à l'humidité en juillet et août. La hauteur de la végétation n'est jamais liée aux descripteurs des Orthoptères, pas plus que la diversité et la compacité des dicotylédones.

DISCUSSION

ANALYSE STATISTIQUE

De nombreuses méthodes d'analyses multidimensionnelles sont applicables pour l'étude des relations espèces-environnement (voir TER BRAAK, 1986 ; THIOLOUSE & CHESSEL, 1987 ; LEBRETON *et al.*, 1988 ; CHESSEL & MERCIER, 1993 ; FRANQUET et CHESSEL, 1994). Le NMDS, conçu à l'origine pour les données psychométriques peut être utilisé dans le cadre d'une problématique écologique (KENKEL & ORLOCI, 1986) pour laquelle il a déjà été utilisé avec succès (MORGAN & NORTH, 1980 ; WEST, 1984). Dans notre exemple, les résultats logiquement attendus (ajustement progressif entre végétation et communauté d'Orthoptères en août et septembre) sont bien démontrés par les techniques employées. Le test de MANTEL confirme les résultats descriptifs. La technique de randomisation a déjà été utilisée elle aussi pour des problématiques écologiques, comme par exemple l'analyse d'associations entre des distances génétiques, comportementales, morphologiques, écologiques et géographiques (MANLY, 1986 ; SMOUSE *et al.*, 1986 ; JACKSON & SOWERS, 1989, LEGENDRE & FORTIN, 1989).

RÉSULTATS BIOLOGIQUES

L'ajustement progressif de la communauté d'Orthoptères à la végétation peut sans doute s'expliquer comme une adaptation saisonnière. Il est logique que l'abondance des Orthoptères soit maximale lorsque leur habitat (la végétation) présente des conditions optimales de développement. On peut néanmoins s'interroger sur les paramètres qui sont les plus importants et les plus influents pour la structuration de la communauté d'Orthoptères.

Source : MNHN

La composition des peuplements d'Orthoptères varie avec le type de leur habitat, défini comme des communautés distinctes de végétation (KEMP *et al.*, 1990). Plus précisément, EVANS (1988) montre que la diversité des Orthoptères est liée à la diversité floristique. Ce lien est sans doute dû au régime alimentaire des espèces puisque le même auteur montre aussi un lien entre l'abondance des Orthoptères forbivores (i.e. se nourrissant d'espèces végétales autres que les graminées) et la biomasse de ces végétaux. Toutefois, il n'a pas pu montrer l'existence d'une telle relation pour les espèces graminivores. Notre travail comble précisément cette lacune. En effet, nous avons montré une influence des monocotylédones sur le peuplement d'Orthoptères, dont la plupart des espèces inventoriées sont de régime graminivore (LE GALL, 1989 ; BONNET & PETIT, 1996). La quasi-absence d'espèces forbivores sur le site d'études explique sans doute pourquoi les forbes ne semblent pas influencer le peuplement d'Orthoptères. Dans cette étude, la hauteur ne semble pas intervenir, ce qui peut sembler paradoxal, compte tenu du mode de vie des Orthoptères. L'explication pourrait être dans l'estimation trop simple de ce paramètre. Un indice de complexité de structure spatiale (et non de simple hauteur) plus élaboré donnerait sans doute de meilleurs résultats. D'autres facteurs seraient intéressants à analyser, tels que la composition du sol, dont certains auteurs (QUINN *et al.*, 1991) ont montré l'importance.

En résumé, il ressort que la diversité du groupe joncacées, cypéracées et graminées est particulièrement importante pour la diversité et la densité des Orthoptères, ainsi que l'humidité pour la diversité. Ces résultats sont intéressants pour la mise en place de mesures de gestion de la biodiversité sur des sites protégés.

La structuration progressive de la communauté d'Orthoptères pourrait s'expliquer en partie par des micro-migrations des stades larvaires, des adultes jeunes et âgés. Ces micro-migrations ont été démontrées pour des espèces variées, tant chez les Caelifères (*Mecostethus grossus, Chorthippus albomarginatus* et *Myrmeleotettix maculatus* voir GUÉGUEN, 1976) que chez les Ensifères (*Decticus verrucivorus* voir BELOVSKY & SLADE, 1993). Par ailleurs, il resterait à étudier si l'effet de la prédation, dont l'influence structurante sur un peuplement d'Orthoptères a été montrée (BELOVSKY & SLADE, 1993), s'exerce par l'intermédiaire des facteurs de l'habitat tels que ceux que nous avons mis en évidence. De même, d'autres facteurs structurants tels que la compétition interspécifique (SCHOENER, 1983 ; RITCHIE & TILMAN, 1992), la phylogénie, la coévolution (JOERN & LAWLOR, 1980) et le parasitisme pourraient dépendre des facteurs de l'habitat.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier A. BELLIDO (station biologique de Paimpont), A. Guéguen (Université de Rennes) ainsi que les trois lecteurs anonymes pour leurs nombreuses suggestions d'amélioration de ce manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

ANDERSON, N.L., 1964.– Some relationships between grasshoppers and vegetation. *Annals of the entomological society of America*, 57 : 737-742.

BARBAULT, R., 1992.– *Écologie des peuplements. Structure, dynamique et évolution*. Masson ed., Paris, 273 pp.

BELOVSKY, G.E. & SLADE, J.B., 1993.– The role of vertebrate predators in a grasshopper community. *Oikos*, 68 : 193-201.

BERSIER, L.F. & MEYER, D.R.,1994.– Bird Assemblages in Mosaic Forests - The Relative Importance of Vegetation Structure and Floristic Composition Along the Successional Gradient. *Acta Œcologica*, 15 : 561-576.

BLONDEL, J., 1979.– *Biogéographie et écologie*. Masson ed., Paris, 173 pp.

BONNET, E. & PETIT, D., 1994.– A propos de deux espèces d'Orthoptères remarquables en Haute-Vienne : *Calliptamus italicus* et *Aiolopus thalassinus*. *Annales Scientifiques du Limousin*, 10 : 67-73.

BONNET, E. & PETIT, D., 1996.– Densité, diversité et biomasse des Orthoptères de la tourbière de la source du ruisseau des Dauges. *Annales Scientifiques du Limousin*, sous presse.

BRAUN-BLANQUET, J., 1964.– *Pflanzensoziologie* (3e ed.). Springer ed., Vienne, 865 pp.

CAPERAA, P. & VAN CUTSEN, B., 1989.– *Méthodes et modèles en Statistique non paramétrique. - t.1 : exposé fondamental.* Dunod ed., 357 pp.

CHESSEL, D. & MERCIER, P., 1993.– Couplage de triplets statistiques et liaisons espèces-environnement. *In* : LEBRETON, J.-D. & ASSELAIN, B., eds. *Biométrie et environnement*. Paris, Masson, 15-44.

ERDELEN, M., 1984.– Bird communities and vegetation structure : correlations and comparisons of simple and diversity indices. *Œcologia*, 61 : 277-284.

EVANS, E.W., 1988.– Grasshopper (Insecta : Orthoptera : Acrididae) assemblages of tallgrass prairie : influences of fire frequency, topography and vegetation. *Canadian journal of Zoology*, 66 : 1495-1501.

FRANQUET, E. & CHESSEL, D., 1994.– Approche statistique des composantes spatiales et temporelles de la relation faune-milieu. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, Sciences de la vie/Life sciences, 317 : 202-6.

GUÉGUEN, A., 1976.– *Recherches écologiques sur les Orthoptères des zones d'inculture de basse altitude. Cas particulier de Chrysochraon dispar*. Thèse de 3e cycle, Université de Rennes, 176 pp + annexes.

GUÉGUEN, A., 1983.– *Criquets, Sauterelles et espèces voisines*. Atlas Visuels Payot, Lausanne, 64 pp.

GUÉGUEN, A., 1989.– Cartographie et qualités bioindicatrices des Orthoptères. *In* : *Utilisation des inventaires d'invertébrés pour l'identification and la surveillance d'espaces de grand intérêt faunistique*. Ed. Secrétariat de la Faune et de la Flore. pp 135-139.

JACKSON, D.A. & SOWERS, K.M., 1989.– Are probability estimates from the permutation model of Mantel's test stable? *Canadian Journal of Zoology*, 67 : 766-769.

JOERN, A.,1982.– Vegetation structure and microhabitat selection in grasshoppers (Orthoptera, Acrididae). *Southwest Naturalist*, 27: 197-209.

Source : MNHN

JOERN, A. & LAWLOR, L.R.,1980.– Food and microhabitat utilization by grasshoppers from arid grasslands : comparaison with neutral models. *Ecology*, 61 : 591-599.

KEMP, W.P., HARVEY, S.J. & O'NEILL, K.M.,1990.– Patterns of vegetation and grasshopper community composition. *Œcologia*, 83: 299-308.

KENKEL, N.C. & ORLOCI, L., 1986.– Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies : some new results. *Ecology*, 67: 919-928.

KRUSKAL, J.B., 1964.– Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika*, 29 : 1-27.

LE GALL , P., 1989.– Le choix des plantes nourricières et la spécialisation trophique chez les *Acridoidea* (Orthoptères). *Bulletin d'Écologie*, 20,3 : 245-261.

LEBRETON, J.-D., CHESSEL, D., RICHARDOT-COULET, M. & YOCCOZ, N., 1988.– L'analyse statistique des relations espèces-milieux par l'analyse canonique des correspondances. *Acta Œcologica-Œcologia generalis*, 9 : 137-151.

LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P., 1984.– *Écologie numérique. La structure des données écologiques*. Collection d'écologie 13. Masson : Presses Univ. Québec. 335 pp.

LEGENDRE, P. & FORTIN, M.-J., 1989.– Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80 : 107-138.

LENSINK, B.M.,1963.– Distributional ecology of some Acrididae (Orthopt.) in dunes of Voorne, Netherlands. *Tijdschrift Voor Entomologie*, 106 : 357-443.

MANLY, B.F.J., 1986.– Randomization and regression methods for testing for associations with geographical, environmental and biological distances between populations. *Researches in Population Ecology*, 28 : 201-218.

MANLY, B.F.J., 1991.– *Randomization and Monte Carlo methods in biology*. Chapman and Hall eds., London, 281 pp.

MANTEL, N., 1967.– The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27 : 209-229.

MORGAN, B.J.T. & NORTH, P.M., 1980.– On using Cluster-Analysis and Multidimensional Scaling for describing animal movements and bird territories. *Biometry Journal*, 22 : 525-533.

PETIT, D., 1991.– Evaluation de la richesse faunistique de la vallée de la Planchetorte, sud de Brive (Corrèze). *Annales Scientifiques du Limousin*, 7 : 41-59.

QUINN, M.A., REUTER, R.L., KEPNER, D.D., WALGENBACH, R.A., BOHLS, P.D., POOLER, R.N., FOSTER, K.C. & SWAIN, J.L.,1991.– Habitat characteristics and grasshopper community dynamics on mixed-grass rangeland. *Canadian Entomologist*, 123: 89-106.

RITCHIE, M.E. & TILMAN, D., 1992.– Interspecific competition among grasshoppers and their effect on plant abundance in experimental field environments. *Œcologia*, 89 : 524-532.

SCHOENER, T.W., 1983.– Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist,* 122 : 240-285.

SHANNON, C.E., 1948.– The mathematical theory of communication. *In* C.E. SHANNON & W. WEAVER (eds.), *The mathematical theory of communication* (pp 3-91). Univ. of Illinois Press, Urbana.

SHEPARD, R.N., 1962.– The analysis of proximities : multidimensional scaling with an unknown distance function. *Psychometrika*, 27 : 125-199, 219-246.

SMOUSE, P.E., LONG, J.-C. & SOKAL, R.R., 1986.– Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic Zoologist*, 35 : 627-632.

TER BRAAK, C.F.J., 1986.– Canonical correspondence analysis : a new eigen vector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67 : 1167-1179.

THIOLOUSE, J. & CHESSEL, D., 1987. Les analyses multi-tableaux en écologie factorielle. *Acta Œcologica-Œcologia generalis*, 8 : 463-480.

VESTAL, A.G., 1913.– Local distribution of grasshoppers in relation to plant association. *Biology Bulletin*, 25 : 141-180.

VOISIN, J.-F., 1979.– *Autoécologie et biogéographie des Orthoptères du Massif Central*. Thèse d'état, Université P. et M. Curie, Paris VI, 354 pp.

WEST, C.C., 1984.– Micro-arthropod and plant species associations in two subantarctic terrestrial communities. *Oikos*, 42 : 66-73.

WILKINSON, L., 1990.– *SYSTAT, the system for statistics*. Evanston, IL : SYSTAT Inc.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

This work examines the relationship between Orthoptera and plant communities over a period of time and highlights the main factors (or descriptors) influencing Orthoptera diversity and density. The subject has been explored for numerous animal groups, particularly for birds. Vegetation stratification has been shown to be an important factor in the distribution of bird species. For Orthoptera, only the Caelifera (grasshoppers sensu stricto) have been well studied. Distribution of grasshoppers within a microhabitat is not random but relates to the taxonomic composition of the vegetation. However, very few studies have attempted to analyse how the main vegetation factors influence the Orthopteran community.

The study was undertaken in a protected area in the northern part of the Limousin region. This area is well diversified with various types of meadows, forest understory and moors. The sites prospected were relatively stable and undisturbed. Data were collected in early July, August and September. Orthoptera diversity and density were calculated from ground surveys. The height of vegetation and relative humidity were measured directly, whereas the vegetation cover, density and diversity were calculated from abundance - dominance coefficients.

Correlation matrix between stations are derived from density of Orthoptera by stations (matrix O) and density of plant species by stations (matrix F). In order to measure the relationship between both communities, a Non Metric Multidimensional Scaling (NMDS) of the prospection sites was carried out for matrix O (Orthoptera) against matrix F (plant). It was then possible to compare the projections (vegetation vs Orthoptera) for each month using the canonical analysis technique. A Mantel randomization test is also performed. Finally, the coefficients of correlation (Spearman's rho) between Orthoptera density and vegetation factors were calculated.

The results show a close fit between Orthoptera and vegetation for August and September but not for July. This result can be interpreted as corresponding to the progressive structuring of the Orthopteran community, depending on several factors : predation, interspecific competition, micro-migrations at different stages of the development, phylogeny. The density and compacity of vegetation prove to be closely correlated with the density and diversity of Orthoptera, in particular for the group *Juncaceae* + *Gramineae* + *Cyperaceae*. This result can be related to the feeding habits of the Orthoptera which show a preference for this kind of vegetation (i.e., they are graminivorous *sensu lato*). Surprisingly, height of vegetation is not correlated to the density of Orthoptera, possibly because the measurement of this parameter was not sufficiently precise. An index of spatial complexity would undoubtedly give a clearer result. An unexpected result is that relative humidity correlates well with Orthoptera diversity but bears little relation to their density.

Source : MNHN

Ecologie, t. 28 (3) 1997 : 217-232

ÉVOLUTION SAISONNIÈRE ET TAUX D'ACCROISSEMENT DES SURFACES TERRIÈRES DES LIGNEUX DANS QUELQUES PEUPLEMENTS SAVANICOLES SOUDANIENS DE L'OUEST BURKINABÉ*

Jean-Louis DEVINEAU

ORSTOM (Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération), 01 BP171, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso

SUMMARY
(original scientific paper)

SEASONAL VARIATION AND ANNUAL GROWTH RATE OF THE BASAL AREA OF TREES IN SOME SUDANIAN SAVANNA COMMUNITIES IN WESTERN BURKINA FASO.
Girth growth of trees was monitored monthly with band-dendrometers during two years on two stands of savanna vegetation in the West of Burkina Faso. The growth rates of individuals, as well as the relative growth rates of the basal area, measured in these communities are close to growth rates reported by different authors for dry forest, wetter semi-deciduous forest or even for drier formation types of the Sahelian zone. It is assumed that the decrease in wood productivity under increasingly dry climates is mainly related to the lower density of tree-stand and to resource allocation rather than to a decrease of cambial efficiency. Rain distribution and soil water availability, as well as leafing phenology, affect seasonal variations and increase of basal area. Seasonal increment of basal area occurs from July to September, during the most rainy period of the year. Stem shrinkage begins in October or November, when the soil becomes dry. From March to May, leafing, which occurs as soil water availability is still low, induces an important shrinkage. This corresponds to a decrease of the stem water content of trunks and reflects the high water stress undergone by the trees. The inter-season from March to May appears therefore critical for the hydric balance of savanna trees.

KEY WORDS: Sudanian savanna - Basal area - Growth rate - Phenology - Leafing - Hydric stress.

RÉSUMÉ
(travail original)

La croissance en circonférence des troncs a été suivie mensuellement pendant deux ans dans deux peuplements savanicoles de l'ouest du Burkina Faso. Les résultats obtenus montrent que les accroissements des individus et les accroissements relatifs en surface terrière de ces peuplements sont comparables à ceux trouvés par différents auteurs en forêt sèche ou même en forêt semi-décidue plus humide ou encore, à l'opposé, dans des formations sahéliennes. La baisse de productivité en bois des formations végétales en fonction de la sécheresse climatique résulterait plutôt de la diminution de la densité des peuplements -en fonction de la disponibilité en eau des sols- et de différences dans l'allocation des ressources chez les arbres que d'une moindre efficacité de la production cambiale ou d'une faible capacité de croissance des espèces des régions sèches. La répartition des précipitations, la teneur en eau du sol ou encore la phénologie de la feuillaison influent cependant sur les variations saisonnières et l'accroissement de la surface terrière. Les accroissements de surface terrière sont observés de juillet à septembre pendant la période la plus pluvieuse de l'année. Les rétractions des troncs se produisent dès octobre ou novembre lorsque le sol s'assèche. De mars à mai la feuillaison des arbres qui intervient alors que la teneur en eau du sol est encore faible, est la cause d'importantes rétractions. Celles-ci correspondent à une diminution du potentiel hydrique des troncs et traduisent les fortes contraintes hydriques subies alors par les arbres. L'intersaison de mars à mai apparaît ainsi comme une période critique pour le bilan hydrique des arbres de savane.

MOTS CLÉS : Savane soudanienne - Surface terrière - Accroissement - Phénologie - Feuillaison - Contrainte hydrique.

---

* Manuscrit reçu le 11 mars 1997 ; version révisée acceptée pour publication le 16 mai 1997.

Source : MNHN

La production en bois des savanes a longtemps été peu étudiée en raison de la faible valeur économique des produits ligneux qu'elles pouvaient fournir. Par ailleurs il est assez généralement admis que ces formations sont peu productives et que la productivité ligneuse décroît avec la pluviosité. Les produits ligneux ont néanmoins une grande importance en région de savane où ils constituent le principal matériau pour la confection des outils, des meubles ou encore des charpentes des habitations et où ils sont souvent l'unique source d'énergie pour les populations. De ce fait depuis quelques années les études de productivité de ces milieux se sont faites plus nombreuses et il apparaît que les potentialités de production en bois ont été souvent sous-estimées. Les connaissances dans ce domaine sont cependant encore fragmentaires et il importe, tant pour comprendre la dynamique des écosystèmes de savane que dans une optique d'exploitation de ces formations, de mieux connaître les comportements de croissance et la biologie des espèces ligneuses savanicoles ainsi que la variabilité de leur production et les facteurs qui la limitent (CATINOT, 1994).

Le présent travail est une contribution à l'étude de la production ligneuse dans des savanes fortement anthropisées de l'ouest burkinabé. Il s'inscrit dans un ensemble d'études réalisées dans le cadre de programmes de l'ORSTOM et du CNRS sur la dynamique des milieux savaniens, en particulier le programme SALT du PIGB[1]. Il se fonde par ailleurs sur une méthodologie déjà utilisée sur d'autres sites pris en compte dans ces programmes (DEVINEAU, 1984).

MILIEUX ET MÉTHODES

LE MILIEU

La région de Bondoukui (11° 51'N, 3° 45'W) appartient à la région soudanienne et est située à la limite nord de la forêt claire à *Isoberlinia doka*[2] (WHITE, 1983). Les activités agricoles et pastorales y sont importantes et les formations à *Terminalia avicennioides*, *T. laxiflora* et *Butyrospermum paradoxum* sont actuellement dominantes.

La région se trouve entre les isohyètes 900 - 1000 mm (L'HOTE & MAHÉ, 1996). Le climat est typiquement soudanien avec une répartition annuelle unimodale des précipitations et des températures. De novembre à avril les pluies sont absentes ou très rares, l'humidité de l'air est faible. La saison des pluies se déroule de mai à octobre. Deux intersaisons, l'une de mars à mai, l'autre en octobre-novembre, peuvent cependant être distinguées, le climat y est très variable, avec alternance de périodes humides et sèches.

LES SITES D'ÉTUDE

Les suivis de croissance en circonférence des arbres ont été réalisés sur deux sites.

Le premier est une savane arbustive où le recouvrement des ligneux est d'environ 50 %. Le sol, peu épais, semble peu propice à la culture. Un horizon induré s'y rencontre à une profondeur voisine de 50 cm. La teneur en gravillons est forte, principalement en surface, et la texture en éléments minéraux fins est sablo-argileuse.

La strate herbacée est dominée par la graminée pérenne *Andropogon ascinodis* et par la graminée annuelle *Loudetia togoensis*. Selon FOURNIER (1994), ce site "que l'on peut considérer comme l'une des étapes les plus avancées de la reconstitution des savanes dans le contexte de forte anthropisation de Bondoukui, est assez éloigné d'un véritable pyroclimax. S'il n'a jamais été cultivé, on doit d'ailleurs plutôt le considérer comme un stade de dégradation du pyroclimax sous l'effet du pâturage".

Le peuplement ligneux est dominé par *Pteleopsis suberosa* qui est l'espèce la plus abondante, *Terminalia laxiflora*, *Butyrospermum paradoxum*, *Entada africana* sont ensuite les espèces les mieux représentées. La surface terrière des arbres de plus de 1,5 mètres de haut atteint 5,4 m^2 à l'hectare et leur densité de l'ordre de 1 500 tiges à l'hectare.

Le second site est une jachère arbustive basse claire à *Andropogon gayanus,* d'une douzaine d'années au début de l'expérimentation. Le sol est sableux en surface, il devient argileux vers 50 cm, profondeur à laquelle apparaissent des taches d'hydromorphie.

Le peuplement ligneux, dont le recouvrement est de l'ordre de 25 %, est dominé par *Terminalia avicennioides.* Les espèces les mieux représentées sont ensuite *Pteleopsis suberosa*, *Annona senegalensis*, *Butyrospermum paradoxum* et *Daniellia oliveri*. La surface terrière des arbres de plus de 1,5 mètres de haut atteint 3,3 m^2 à l'hectare et leur densité d'environ 1 400 tiges à l'hectare.

---

[1] SALT ; Savanes A Long Terme; PIGB : Programme International Géosphère Biosphère (MENAUT *et al.*, 1993).

[2] La "Flora of West Tropical Africa" (L.J. HUTCHINSON & J.M. DALZIEL ; 2nd édition ; F.N. HEPPER ed., 1954-1972) à été généralement prise comme référence pour la dénomination des espèces. Pour ne pas alourdir le texte les noms d'auteur ne sont pas mentionnés lorsqu'il n'y a pas de confusion possible. Toutefois lorsqu'une synonymie plus récente est adoptée le nom d'auteur et la source seront mentionnés.

Source : MNHN

MÉTHODE D'ÉTUDE DES ACCROISSEMENTS EN SURFACE TERRIÈRE

JUSTIFICATION

La surface terrière et son taux d'accroissement sont les variables les plus usitées et les plus accessibles pour caractériser les peuplements forestiers et leur productivité. De façon générale la simple mesure de la circonférence du tronc, ou de son diamètre, réalisée de façon standard à 1,30 m de hauteur à l'aide d'un mètre souple, ou d'un compas forestier, en permet une évaluation aisée. En région tropicale, où l'analyse des cernes d'accroissements est peu fiable, les accroissements s'obtiennent généralement par comparaison d'inventaires réalisés à plusieurs années d'intervalle. Si l'intervalle est suffisamment long, de l'ordre d'une dizaine d'années, des estimations correctes des taux d'accroissement peuvent être réalisées, du moins pour les arbres les plus productifs. Si l'estimation doit être réalisée sur des périodes relativement courtes (deux ou trois ans) ou si une précision plus grande est nécessaire pour évaluer l'accroissement des arbres les moins productifs, des rubans verniers peuvent être posés à demeure sur les arbres (LIMING, 1957 ; MARIAUX, 1977). Ils permettent de réaliser un suivi périodique précis au cours de l'année et par conséquent de mesurer les variations saisonnières de la circonférence des troncs. Celle-ci est en effet sujette à des variations saisonnières, dues à des rétractions parfois égales ou supérieures aux accroissements annuels. Ce phénomène est particulièrement marqué chez les peuplements ligneux des régions à alternance de saison pluvieuse et de saison sèche prononcée (PHILIP, 1994). Les rétractions des troncs seraient directement liées au stress hydrique subi par la plante et les modifications du potentiel hydrique des tiges pourraient être déduites des modifications de leur diamètre (SINGH *et al.*, 1990 ; WRONSKI *et al.*, 1985 ; MC BUREY *et al.*, 1984 ; KLEPPER *et al.*, 1971). La technique des rubans dendromètres a ainsi été parfois utilisée pour rendre compte de la teneur en eau des tiges (HINCKLEY *et al.*, 1978, HOLBROOK 1995).

Les accroissements radiaux des arbres résultent en effet de l'activité du cambium et de celle du phellogène, mais la mesure de la circonférence intègre aussi l'état de turgescence des cellules du tronc qui peut entraîner d'importantes variations de volume. L'eau circule dans l'arbre, des racines aux feuilles, grâce à l'appareil vasculaire. Une modification des taux d'absorption ou de déperdition d'eau est répercutée dans l'ensemble du système. Il existe néanmoins un "tampon" formé par les tissus parenchymateux qui fonctionnent comme un réservoir, cédant de l'eau quand la transpiration dépasse l'absorption, ils en accumulent dans le cas contraire (KRAMER, 1969 ; STITT *et al.*, 1994). Les périodes de fortes rétractions correspondent à une faible disponibilité en eau du sol et à une forte transpiration. Celle-ci peut varier selon la demande, mais aussi en fonction du stade phénologique de la plante.

DISPOSITIF

Sur chacun des deux sites des rubans dendromètres ont été posés, à une hauteur de 1,30 m, sur tous les arbres de plus de 20 cm de circonférence présents sur une parcelle de 1 600 m^2. La surface terrière des arbres cerclés atteint 3,9 m^2/ha sur le site de savane arbustive et 2,1 m^2/ha sur le site de jachère.

Les croissances en circonférence de quatre-vingt-quatre arbres (60 dans la savane, 24 sur la jachère) appartenant à quatorze espèces sont ainsi suivies mensuellement depuis le mois de mai 1993. Au moment des mesures le stade phénologique de chaque individu suivi est aussi noté en utilisant la méthode préconisée par GROUZIS & SICOT (1980).

Des prélèvements de sol ont en outre été effectués chaque mois sur chacune des parcelles afin d'en déterminer la teneur en eau. Les pF ont été enfin déterminés sur des échantillons de ces sols par la méthode de la presse à membrane par le Bureau National des Sols (BUNASOLS) de Ouagadougou.

Par ailleurs les principales variables climatiques sont enregistrées par une station météorologique automatique CIMEL située à quelques kilomètres des sites d'étude (4 km pour la savane arbustive et 6 km pour la jachère).

RÉSULTATS

ÉVOLUTION DES VARIABLES CLIMATIQUES ET DE L'EAU DU SOL DURANT LA PÉRIODE D'ÉTUDE

Le régime des pluies des deux années d'étude est très contrasté puisque le total des précipitations atteint 1 247 mm en 1994 et n'est que de 672 mm en 1995. En 1994 le mois d'août et l'arrière saison (septembre octobre) furent particulièrement pluvieux alors que les mois de juillet et de septembre 1995 furent particulièrement peu arrosés et que les pluies cessèrent en octobre (FIG. 1).

L'évolution de l'humidité du sol montre que sur les deux parcelles l'eau reste relativement disponible pour les plantes tout au long de l'année dès 30 cm de profondeur. Durant la saison sèche le taux d'humidité y avoisine en effet la teneur en eau à pF 4,2, sans lui être fréquemment inférieur (FIG. 2 et 3).

ACCROISSEMENTS ANNUELS DES SURFACES TERRIÈRES

Accroissements des peuplements

Ils correspondent aux accroissements de la surface terrière de l'ensemble des arbres vivants ; ils sont calculés de la manière suivante :

Source : MNHN

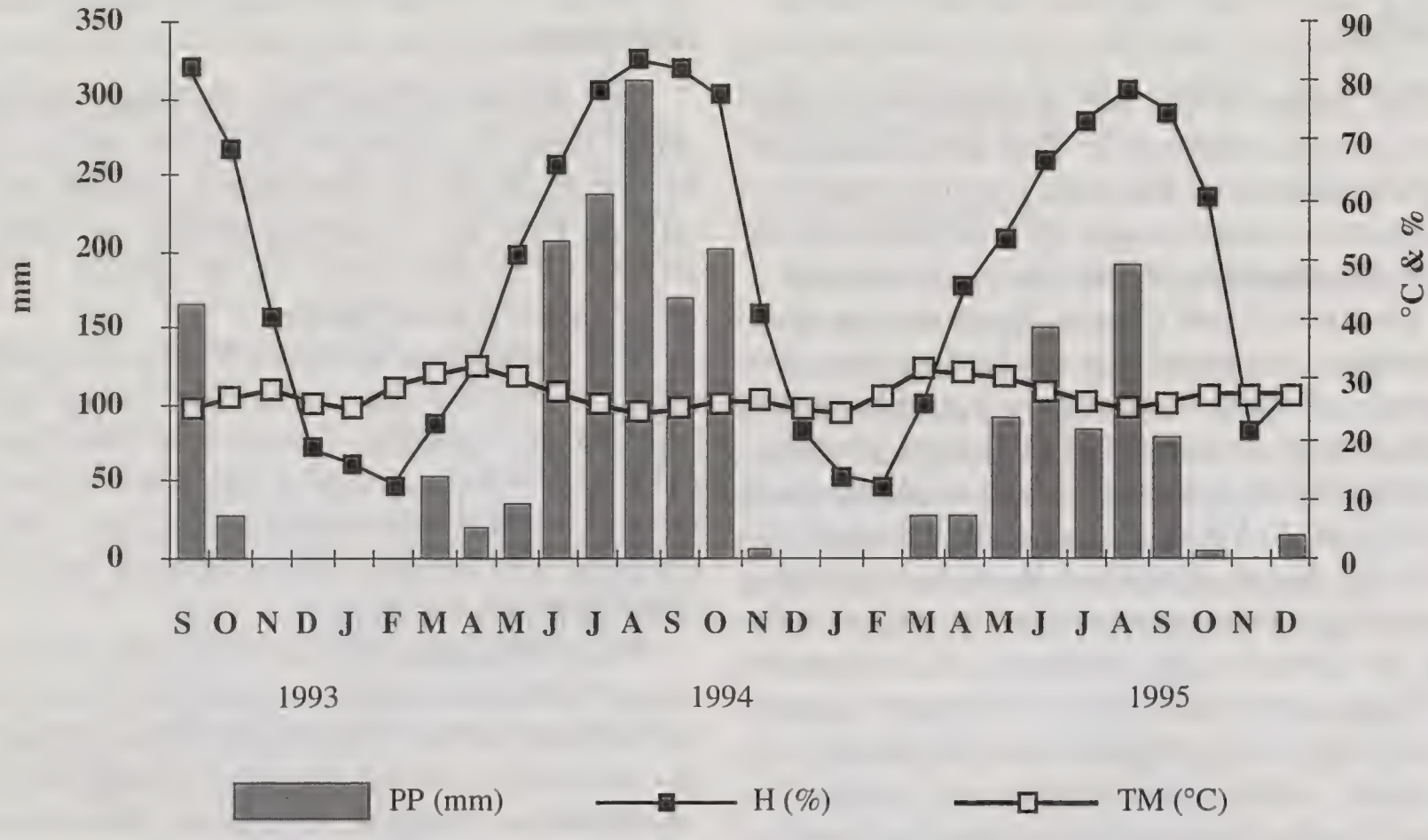


FIG. 1.– Évolution mensuelle des précipitations (PP.) de l'humidité de l'air (H) et de la température moyenne (TM) de septembre 1993 à décembre 1995 à Bondoukui.

Variation of monthly rainfall (PP), air humidity (H) and mean temperature (TM) from September 1993 to December 1995 at Bondoukui.

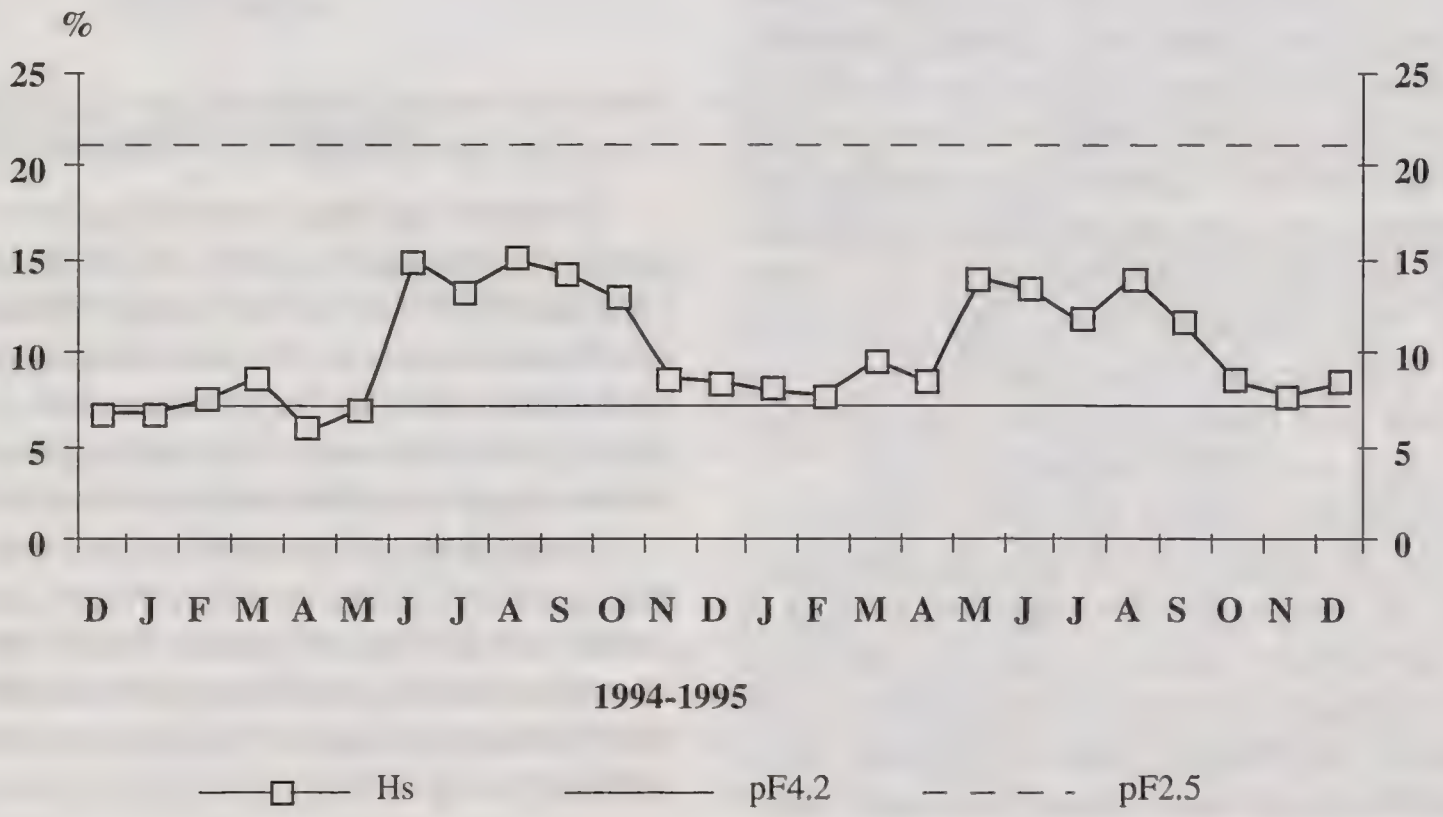


FIG. 2.– Évolution de l'humidité du sol entre -20 et -30 cm de profondeur sous la parcelle de savane entre décembre 1993 et décembre 1995 (Hs : humidité du sol; pF4,2, pF2,5 : respectivement taux d'humidité au pF 4,2 et 2,5)

Variation of soil humidity at a depth -20 and -30 cm under the savanna plot from December 1993 to December 1995 (Hs : soil humidity, pF4.2, pF2.5: humidity at pF 4.2 and 2.5. respectively).

Source : MNHN

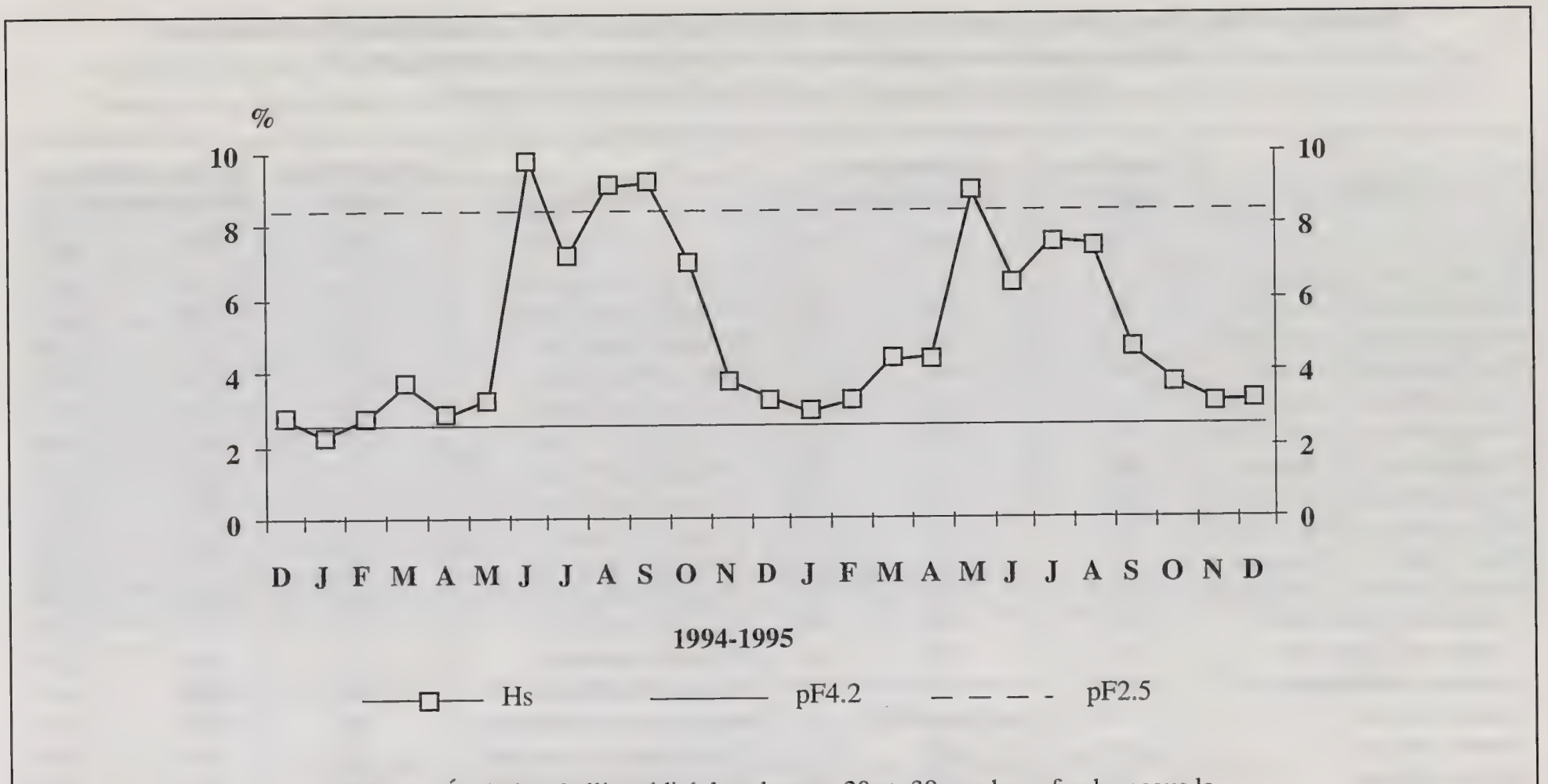


Fig. 3.– Évolution de l'humidité du sol entre -20 et -30 cm de profondeur sous la parcelle de jachère entre décembre 1993 et décembre 1995. (Hs : humidité du sol; pF4,2, pF2,5 : respectivement taux d'humidité au pF 4,2 et 2,5).

Variation of soil humidity at a depth -20 and -30 cm under the fallow plot from December 1993 to December 1995. (Hs : soil humidity; pF4.2, pF2.5: humidity at pF 4.2 and 2.5. respectively).

• accroissement net annuel entre les années i-1 et i,
$AN_{i-1 \to i} = g_i - (g_{i-1} - M_{i-1 \to i})$
où g_i et g_{i-1} correspondent à la surface terrière des peuplements, ici à la somme des surfaces terrières de tous les arbres cerclés, et $M_{i-1 \to i}$ est la surface terrière des arbres morts entre les années i-1 et i,

• accroissement annuel relatif entre les années i-1 et i,

$$R = \left({}^{AN_{i-1 \to i}} \Big/ g_{i-1} - M_{i-1 \to i} \right) \times 100$$

Seuls deux arbres sont morts pendant la période d'observation. La mort d'un *Entada africana* de 56 cm de circonférence a été constatée en mai 1993 dans la parcelle de savane, peu de temps après la mise en place du dispositif. Celle d'un *Lannea acida* de 24 cm de circonférence à été constatée en mai 1994 sur la jachère.

Les taux d'accroissements relatifs enregistrés sont respectivement de 2,7 et 2,5 % dans la savane et de 2,1 et 2,2 % dans la jachère en 1994 et 1995. Les valeurs de chacun des sites sont semblables pour les deux années durant lesquelles les pluviosités furent pourtant très différentes. Ces valeurs correspondent respectivement à des accroissements nets de 0,11 et 0,10 m^2/ha pour la savane et 0,05 m^2/ha les deux années pour la jachère.

En foresterie les peuplements et leurs accroissements sont généralement exprimés en volume de bois. Ces volumes peuvent être évalués par enstérage ou application de tarifs de cubage. L'application d'un de ces tarifs conçu par le CTFT (1988) pour les savanes soudaniennes du Mali au sud de l'isohyète 900 mm, ce qui correspond aux conditions écologiques de notre zone d'étude, ($V = -0{,}03263 + 0{,}16223 * C_{130} + 0{,}49948 * C_{130}^3$) conduit aux valeurs suivantes pour les parcelles étudiées. Sur la parcelle de savane arbustive le volume des arbres suivis est de 18,2 m^3/ha, l'accroissement en 1994 est de 0,7 m^3/ha et en 1995 de 0,6 m^3/ha soit des accroissements relatifs de respectivement 3,6 et 3,3 %. Sur la jachère arbustive le volume initial est de 12,4 m^3/ha et l'accroissement en 1994 comme en 1995 est de 0,3 m^3/ha soit un accroissement relatif en volume de 2,5 % chaque année pour les arbres restés vivants.

Variabilité selon les individus

Les taux de croissance en surface terrière sont cependant très variables d'une espèce et d'un individu à l'autre (Tab. I & II). C'est ainsi que sur la parcelle de savane des différences significatives existent entre les taux de croissance des six espèces les mieux représentées (Tab. III). Les taux de croissance moyens d'*Entada africana* et de *Pteleopsis sube-*

Source : MNHN

TABLEAU I.– Taux d'accroissements relatifs en surface terrière pour l'ensemble des arbres étudiés en savane arbustive.
Relative growth rate of basal area for every tree studied on the savanna plot.
(* individus hors parcelle; *individuals located outside the plot*).

Espèce	Circonférence initiale	Accroissements en surface terrière (%)		Espèce	Circonférence initiale	Accroissements en surface terrière (%)	
	1993	1994	1995		1993	1994	1995
Butyrospemum paradoxum	65	1,17	0,50	*Parinari curatellifolia*	36,6	3,17	0,10
Butyrospemum paradoxum	64	1,35	0,91	*Parinari curatellifolia*	30,8	0,00	0,00
Butyrospemum paradoxum	62,5	0,00	0,57	*Pteleopsis suberosa*	26,7	7,70	8,68
*Butyrospemum paradoxum**	55,6	0,64	1,43	*Pteleopsis suberosa*	24,3	0,00	0,00
Butyrospemum paradoxum	52,7	2,07	3,30	*Pteleopsis suberosa*	23,5	2,28	6,17
Butyrospemum paradoxum	50,5	0,00	0,00	*Pteleopsis suberosa*	22,5	4,71	8,30
Butyrospemum paradoxum	28,1	3,37	2,52	*Pteleopsis suberosa*	22,3	8,32	7,14
Butyrospemum paradoxum	27,4	3,45	6,15	*Pteleopsis suberosa*	22	5,18	7,87
Butyrospemum paradoxum	23,7	3,55	1,58	*Pteleopsis suberosa*	21,9	5,21	8,58
Butyrospemum paradoxum	22	3,26	2,19	*Pteleopsis suberosa*	21,7	7,17	6,92
Butyrospemum paradoxum	21	1,81	3,07	*Pteleopsis suberosa*	21,5	4,51	10,20
Combretum glutinosum	24,5	2,00	2,75	*Pteleopsis suberosa*	21,5	1,77	4,06
Combretum glutinosum	24,3	0,00	0,16	*Pteleopsis suberosa*	21,2	4,14	4,91
Detarium microcarpum	20,6	1,51	4,35	*Pteleopsis suberosa*	20,1	4,28	8,48
Entada africana	56	mort en 1993		*Stereospermum kunthianum*	20,8	9,76	12,37
Entada africana	43,5	4,91	5,37	*Terminalia avicennioides*	50	0,55	0,08
Entada africana	43	6,27	4,27	*Terminalia avicennioides**	41,6	1,41	1,30
Entada africana	40,4	6,55	4,47	*Terminalia avicennioides**	39,5	1,04	1,60
Entada africana	32,5	4,69	1,92	*Terminalia avicennioides**	39	5,00	4,07
Entada africana	30,1	8,68	11,81	*Terminalia avicennioides*	23,5	5,30	5,00
Entada africana	28,3	3,90	0,00	*Terminalia laxiflora*	74,7	0,31	0,00
Entada africana	25	6,59	4,23	*Terminalia laxiflora*	73	0,87	0,00
Entada africana	23	10,89	0,00	*Terminalia laxiflora*	62,9	1,19	0,44
Entada africana	23	10,75	10,21	*Terminalia laxiflora*	23	2,36	3,01
Entada africana	22,5	12,08	12,77	*Terminalia laxiflora*	23	3,35	6,01
Lannea acida	23,2	4,59	4,80	*Terminalia laxiflora*	21	0,00	2,74
Lannea acida	20	7,20	8,22	*Terminalia laxiflora*	20,8	2,43	6,34
Parinari curatellifolia	44	1,63	0,27	*Terminalia macroptera*	36	3,14	1,27
Parinari curatellifolia	40,8	0,20	0,10	*Terminalia macroptera*	26,5	5,77	2,08
Parinari curatellifolia	38,1	1,46	0,31	*Vitex simplicifolia*	23	8,39	8,35

TABLEAU II.– Taux d'accroissements relatifs en surface terrière pour l'ensemble des arbres étudiés sur la jachère.
Relative growth rate of basal area for every tree studied on the fallow plot.

Espèce	Circonférence initiale	Accroissements en surface terrière (%)		Espèce	Circonférence initiale	Accroissements en surface terrière (%)	
	1993	1994	1995		1993	1994	1995
Butyrospemum paradoxum	117	0,34	0,50	*Terminalia avicennioides*	25	5,53	13,15
Butyrospemum paradoxum	75	1,05	0,57	*Terminalia avicennioides*	24	14,19	14,33
Butyrospemum paradoxum	74	2,38	1,67	*Terminalia avicennioides*	24	5,55	5,70
Butyrospemum paradoxum	67	1,18	0,47	*Terminalia avicennioides*	22	3,92	2,61
Butyrospemum paradoxum	29	5,26	4,99	*Terminalia avicennioides*	21	9,73	11,05
*Combretum collinum**	24	0,46	7,25	*Terminalia avicennioides*	21	8,46	7,95
*Combretum collinum**	24	0,00	0,00	*Terminalia avicennioides*	21	8,54	0,17
Daniellia oliveri	27	2,53	4,45	*Terminalia avicennioides*	20	11,39	10,22
Daniellia oliveri	26	1,04	3,26	*Terminalia avicennioides*	20	10,12	7,75
Erythrina senegalensis	24	3,73	2,25	*Terminalia avicennioides*	20	1,19	6,40
Lannea acida	24	mort en 1994		*Terminalia avicennioides*	20	4,22	1,68
Parkia biglobosa	21	5,04	1,39	*Terminalia laxiflora*	20	0,60	0,59

*Combretum collinum Fresen in GEERLING 1982.

Source : MNHN

TABLEAU III.– Comparaison des taux de croissance des six espèces les mieux représentées sur la parcelle de savane (test H de KRUSKALL-WALLIS; Logiciel utilisé : STAT-ITCF). CV % : coefficient de variation des taux de croissance entre individus.

Comparison of growth rates for the six most abundant species on the savanna plot (KRUSKALL-WALLIS-H test; software STAT-ITCF). CV % ; coefficient of variation for individual growth rate.

Espèce	Effectif	Somme des rangs	Accroissement moyen (%)	CV%
Butyrospermum paradoxum	10	183	2,07	68
Entada africana	10	372	6,76	49
Parinari curatellifolia	5	44	0,73	82
Pteleopsis suberosa	12	430	5,87	40
Terminalia avicennioides	5	92	2,13	66
Terminalia laxiflora	7	105	2,09	83
H = 27,438; D.D.L. = 5; Probabilité = 0,01% (H > χ^2 (5ddl au risque 1%), l'hypothèse H_0 : les distributions sont identiques entre elles, est rejetée)				

TABLEAU IV.– Comparaison des taux de croissance de *Terminalia avicennioides* et de *Butyrospermum paradoxum* en savane et sur la jachère.(test U de MANN et WHITNEY) :

Comparison of growth rates of Terminalia avicennioides *and* Butyrospermum paradoxum, *on savanna and fallow plots. (MANN and WHITNEY U test)*

Terminalia avicennioides	Effectifs	Somme des rangs	U	Accroissement%
Jachère	m = 11	R_A = 117	U_A = 4	7,8
Savane	n = 5	R_B = 19	U_B = 51	2,1
Butyrospermum paradoxum	**Effectifs**	**Somme des rangs**	**U**	**Accroissement%**
Jachère	m = 10	R_A = 84	U_A = 21	2,1
Savane	n = 5	R_B = 36	U_B = 29	1,9

TABLEAU V.– Corrélation entre les accroissements de 1994 et ceux de 1995 pour les espèces les mieux représentées.

Correlation between 1994 and 1995 growth rates for the most abundant species.

Espèce	Site	Accroissement moyen (%) 1994	Accroissement moyen (%) 1995	Corrélation	Nombre d'individus
Butyrospermum paradoxum	savane	1,9	2,0	***0,66***	11
Butyrospermum paradoxum	jachère	2,0	1,6	***0,98***	5
Entada africana	savane	7,5	5,5	0,59	10
Pteleopsis suberosa	savane	4,6	6,8	***0,68***	12
Terminalia avicennioides	savane	2,7	2,4	***0,97***	5
Terminalia avicennioides	jachère	7,5	7,4	0,53	11
Terminalia laxiflora	savane	1,5	2,6	***0,76***	7
0,66 corrélation positive au risque de 0,05					

rosa sont les plus élevés (respectivement 6,76 et 5,87 %). Ceux de *Butyrospermum paradoxum*, *Terminalia avicennioides* et *T. laxiflora* sont plus faibles (respectivement 2,07, 2,13 et 2,09 %). *Parinari curatellifolia* est l'espèce la moins vigoureuse sur le site puisque le taux de croissance moyen de l'espèce n'y atteint que 0,73 %.

Par ailleurs le taux de croissance d'une espèce peut varier selon le site où elle croît. Le taux de croissance moyen de *Terminalia avicennioides* est ainsi plus élevé sur la jachère, où il atteint 7,8 %, que dans la savane (2,1 %). Il n'existe en revanche pas de différence chez *Butyrospermum paradoxum* (TAB. IV).

Source : MNHN

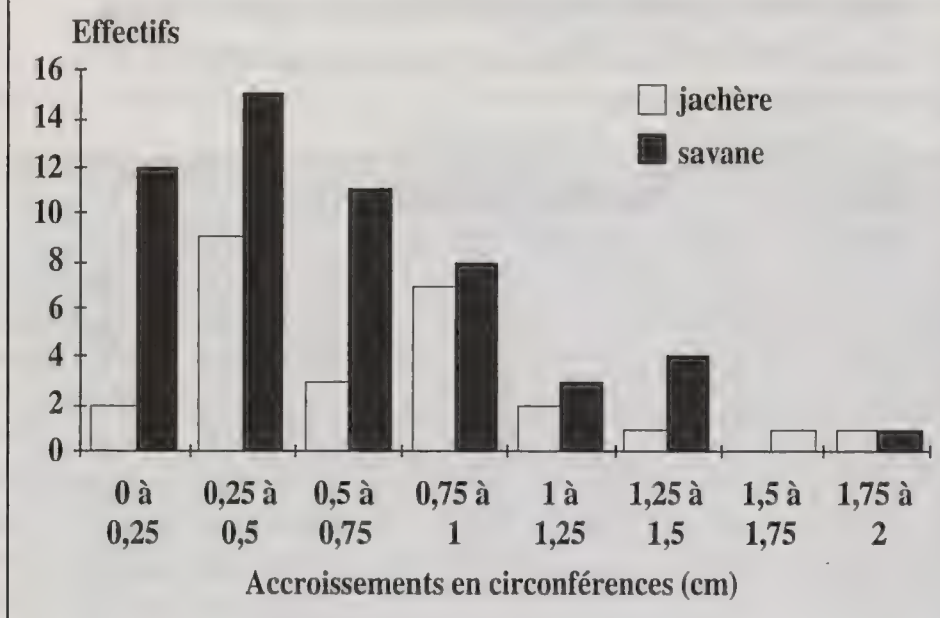


FIG. 4.– Distribution des accroissements nets en circonférence.
Distribution of net rates of girth growth.

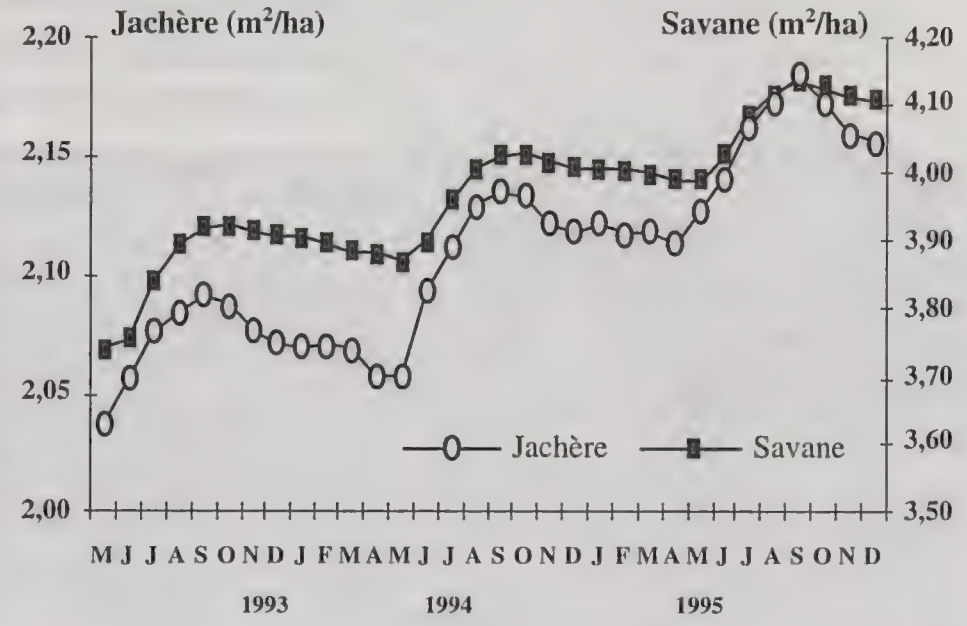


FIG. 5.– Évolution de la surface terrière du peuplement sur les parcelles de jachère et de savane, de mai 1993 à décembre 1995.
Variation of stand basal area on the fallow and savanna plot from May 1993 to December 1995.

Au sein d'une même espèce les différences observées entre individus sont aussi importantes. C'est ainsi que sur la parcelle de jachère un *Terminalia avicennioides* de 26 cm de circonférence a présenté un accroissement de 15 %, alors qu'un individu voisin de la même espèce, ayant 21 cm de circonférence, ne croissait que de 3 %. De même un *Entada africana* de 26 cm voyait sa surface terrière augmenter de 13 % alors qu'un autre de 28 cm n'augmentait que de 2 %. Un *Butyrospermum paradoxum* de 29 cm augmentait de 5 % alors qu'un autre de 59 cm ne présentait aucun accroissement, ou encore un *Pteleopsis suberosa* de 29 cm avec un taux de croissance de près de 9 % alors qu'un autre de 24 cm n'a eu aucune croissance durant 2 ans.

Dans la plupart des cas, les taux de croissance des individus sont voisins les deux années. Néanmoins pour *Entada africana*, sur la parcelle de savane, et pour *Terminalia avicennioides*, sur la parcelle de jachère, les taux de croissance de certains individus furent très différents en 1994 et en 1995 (TAB. IV, cf. aussi TAB. I & II).

Par ailleurs les histogrammes de distribution des accroissements sont relativement étalés et présentent plusieurs modes (FIG. 4). Cela traduit la variabilité des comportements de croissance des espèces et des individus.

Sur les deux sites étudiés ces distributions apparaissent néanmoins relativement semblables. La proportion d'individus dont l'accroissement relatif est égal ou inférieur à 6 % est ainsi de 75 % pour la savane et de 73 % pour la jachère. De même le pourcentage d'individus dont l'accroissement relatif est inférieur à 1 % est respectivement de 23 % et 24 % sur la jachère et dans la savane. Sur les deux sites environ 50 % des individus sont responsables de 80 % de l'accroissement net en surface terrière des peuplements.

Les accroissements nets annuels moyens en circonférence observés sur les deux sites varient quant à eux, selon les espèces, de 0,23 à 1,24 cm/an, la plus forte valeur observée étant de 2,28 cm en 1995 chez un *Entada africana* de 30 cm de circonférence. L'accroissement net moyen des deux années est cependant inférieur à 2 cm chez tous les individus et est inférieur à 0,5 cm chez 50 % d'entre eux, la valeur moyenne étant de 0,6 cm (FIG. 4).

ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DES SURFACES TERRIÈRES

Évolution de la surface terrière des peuplements

Les augmentations de surfaces terrières s'observent de juillet à septembre et coïncident avec la période de plus grande pluviosité (FIG. 5). Les premières rétractions des troncs se produisent dès octobre ou novembre avec le début de l'assèchement du sol. Ces rétractions sont relativement importantes; des valeurs d'environ 1,5 % de la surface terrière du peuplement ont été observées. Le phénomène devient particulièrement accusé durant l'intersaison de mars à mai. L'alimentation du sol en eau y est encore faible alors que la majorité des arbres est déjà feuillée.

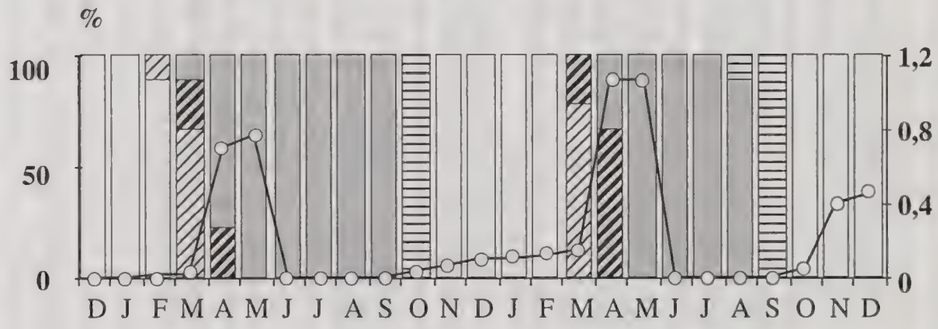
Rétractions des troncs et cycle de la foliaison des espèces

L'importance des rétractions au moment de l'intersaison de fin de période sèche se retrouve chez toutes les espèces observées. Chez *Entada africana,* espèce décidue où la période défoliée s'étend sur quatre à cinq mois, ces rétractions correspondent nettement à la période de refoliaison (FIG. 6). Chez les espèces moins longuement défoliées et à foliaison précoce (*Terminalia avicennioides*, *Terminalia laxiflora*) ou chez les espèces à défoliaison le plus souvent fugace (*Butyrospermum paradoxum*, *Pteleopsis suberosa*) les rétractions, sensibles durant toute

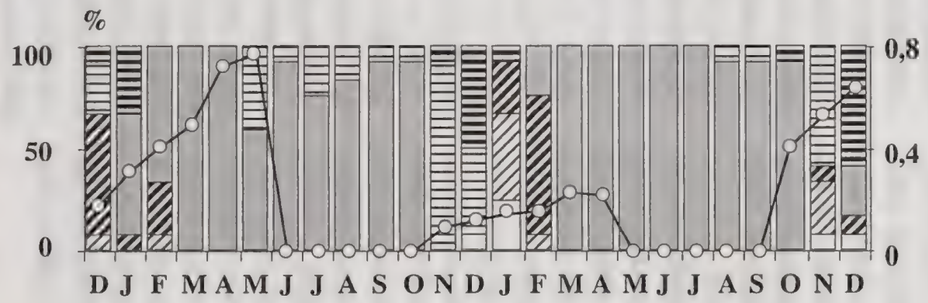
Source : MNHN

Butyrospermum paradoxum

Entada africana

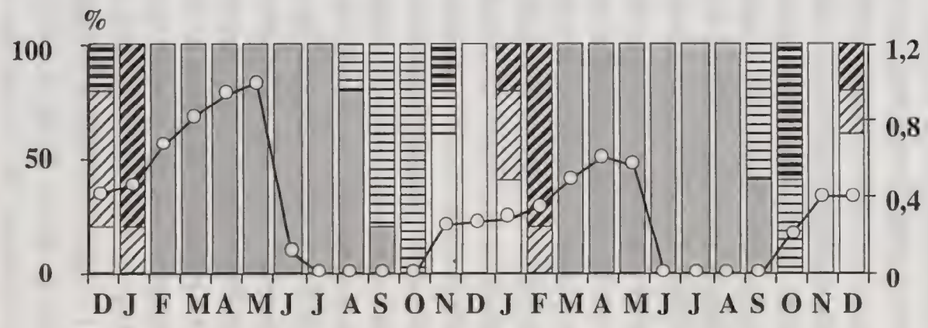


Pteleopsis suberosa



Terminalia laxiflora

Terminalia avicennioides



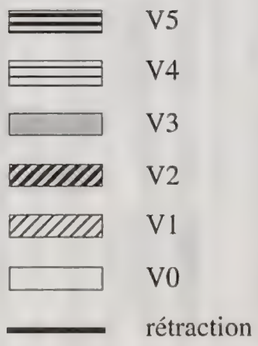


FIG. 6.– Phénologie de la feuillaison et rétraction des troncs chez les principales espèces de la parcelle de savane. (V0 : pas de feuilles; V1 : bourgeons, moins de 10 % de feuilles développées; V2 : bourgeons et de 10 à 50 % de feuilles développées; V3 : optimum de développement des feuilles; V4 : feuilles vertes toujours présentes, mais 10 à 50 % des feuilles s'assèchent; V5 : plus de 50 % des feuilles s'assèchent et la chute des feuilles est nette.).

Phenology of leafing and trunk shrinkage for the main species on the savanna plot.
V0: no leaves; V1: sprouting buds; less than 10% of developed leaves; V2: sprouting buds; from 10 to 50% of developed leaves; V3: optimum of leaves development; V4: green leaves still present, but 10 to 50% of the leaves become dry; V5: more than 50% of leaves are dry the shedding of leaves is clearly in process.

Source : MNHN

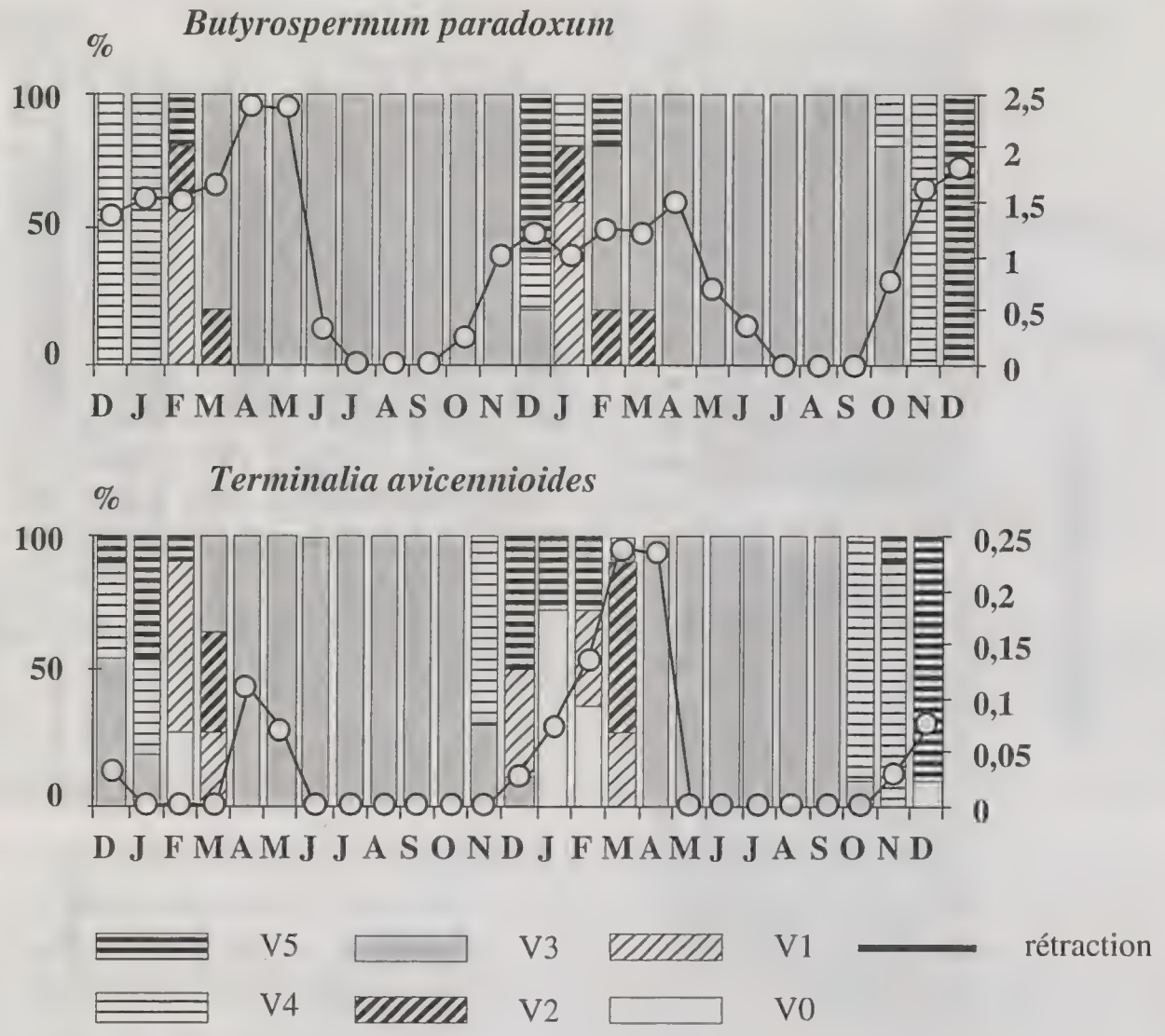


FIG. 7.– Phénologie de la feuillaison et rétraction des troncs chez les principales espèces de la parcelle de jachère. (V0 : pas de feuilles; V1 : éclosion des bourgeons, moins de 10 % de feuilles développées; V2 : éclosion des bourgeons et de 10 à 50 % de feuilles développées; V3 : optimum de développement des feuilles; V4 : feuilles vertes toujours présentes, mais 10 à 50 % des feuilles s'assèchent; V5 : plus de 50 % des feuilles s'assèchent et la chute des feuilles est nette.).

Phenology of leafing and trunk shrinkage for the main species on the savanna plot. V0: no leaves; V1: sprouting buds; less than 10% of developed leaves; V2: sprouting buds; from 10 to 50% of developed leaves; V3: optimum of leaves development; V4: green leaves still present, but 10 to 50% of the leaves become dry; V5: more than 50% of leaves are dry and the shedding of leaves is clearly in process.

la période sèche, sont néanmoins nettement plus prononcées de mars à mai.

Chez la plupart des espèces les rétractions sont plus importantes en 1994 qu'en 1995. Il en est ainsi chez *Butyrospermum paradoxum.* L'espèce est présente sur les deux sites. L'amplitude des rétractions y est semblable, elle avoisine 2,5 % en 1994 et est moins accusée en 1995 où elle ne dépasse pas 1,5 % (6 & 7).

En 1994 les fortes rétractions sont plus précoces et durent plus longtemps sur le site de savane (de mars à juin) que sur le site de jachère (avril, mai). Ces rétractions traduisent une contrainte hydrique responsable probablement d'une défoliaison partielle très sensible en mai 1994, suivie d'une phase de refoliaison en juin. Cet épisode ne s'observe pas sur la jachère en 1994, ni sur aucun des deux sites en 1995. Des défoliaisons s'observent aussi en mai 1994 chez *Pteleopsis suberosa.* Cela correspond à un assèchement du sol plus poussé sur la parcelle de savane à cette époque qu'en 1995 et que sur la parcelle de jachère (FIG. 2 et 3). Deux éléments peuvent expliquer les différences observées entre les deux années : d'une part la faible pluviosité de mai 1994 prolonge la saison sèche et maintient un faible taux d'humidité du sol, d'autre part l'importante pluviosité de l'arrière saison 1994 (201 mm en octobre) est probablement à l'origine de la plus grande disponibilité en eau du sol durant la saison sèche de 1995 (alors que la pluviosité du mois d'octobre 1993 ne fut que de 27 mm).

Deux espèces, *Entada africana* sur la parcelle de savane et *Terminalia avicennioides* sur la parcelle de jachère, se distinguent par des rétractions plus accentuées en 1995. Ce sont les deux espèces chez lesquelles les comportements de croissance de certains individus furent très différents d'une année à l'autre (*cf. supra*).

Pour les *Terminalia* les rétractions du tronc sont par ailleurs très faibles sur la jachère où le maximum observé est d'environ 0,2 % alors que sur la savane le maximum observé avoisine 1 %.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

PRODUCTION LIGNEUSE ET PLUVIOSITÉ

Dans une des rares synthèses sur la production en bois des peuplements ligneux savanicoles, CLÉMENT (1982) indique que celle-ci varie en fonction de la pluviosité qui est un facteur limitant, mais que d'autres facteurs sont déterminants, en particulier l'âge des peuplements, leur physionomie, leur densité, etc. Divers auteurs ont cependant tenté de déterminer des lois reliant la production en bois à la pluviosité. CLÉMENT (*op. cit.*) donne un exemple de ce type de lois qui montre une diminution importante et régulière de la productivité ligneuse des peuplements en fonction de la pluviosité, mais il distingue les milieux "protégés", des milieux

Source : MNHN

sans protection et des milieux "dégradés". D'après les courbes données par cet auteur sous une pluviosité de 900 mm, qui est approximativement celle de Bondoukui, les savanes pourraient fournir jusqu'à 1,2 m^3 de bois par hectare et par an dans des peuplements protégés. NOUVELLET (1993) dans une savane arborée mise en défens, à Gonsé en zone soudano-sahélienne du Burkina Faso, trouve des valeurs allant jusqu'à 3 m^3/ha/an pour un taillis de cinq ans. Les valeurs trouvées à Bondoukui, extrapolées à partir des mesures d'accroissements de surface terrière, de 0,3 m^3/ha/an pour la jachère et de 0,7 m^3 /ha/an pour la savane, sont moins élevées. Il s'agit là cependant d'accroissements réellement mesurés par années, probablement moins élevés que ne le seraient les accroissements moyens évalués par coupe sur des peuplements du même âge[3]. Par ailleurs les peuplements étudiés à Bondoukui ne sont pas protégés[4] et les résultats présentés ici ne concernent que les tiges de plus de 20 cm de circonférence.

On peut néanmoins s'interroger sur la pertinence de telles lois reliant directement la pluviosité à l'accroissement annuel net des peuplements, surtout lorsqu'elles sont appliquées à des milieux non protégés. La variabilité des peuplements ligneux savanicoles est en effet importante, elle est liée aux propriétés intrinsèques à ces milieux notamment aux interférences entre production herbacée et production ligneuse ou encore au rôle des feux. Il est bien connu par exemple qu'en Afrique de l'Ouest, les peuplements ligneux des savanes humides guinéennes sont moins denses que ceux des savanes soudaniennes plus sèches. En revanche bien entendu, lorsque les savanes guinéennes sont protégées (VUATTOUX, 1976, MENAUT, 1977, DEVINEAU *et al*, 1984, LOUPPE *et al*., 1995) ou lorsque par l'effet de pratiques humaines le passage des feux y est réduit (SPICHIGER & PAMARD, 1973), elles évoluent vers des formations forestières plus productives en bois.

Si à Bondoukui l'accroissement net en surface terrière de la jachère est bien moindre que celui de la savane avoisinante, les taux d'accroissements relatifs des peuplements des deux sites, de 2,7 et 2,5 % dans la savane et de 2,1 et 2,2 % dans la jachère en 1994 et 1995, sont voisins. De même les distributions des accroissements relatifs des individus sont semblables sur les deux sites.

Ces valeurs sont par ailleurs très comparables à celles obtenues par la même méthode dans une forêt sèche à *Anogeissus* du nord de la Côte-d'Ivoire (2,4 %) ou encore dans des forêts semi-caducifoliées du contact forêt-savane en Côte-d'Ivoire où des taux d'accroissements allant de 1,4 à 2,6 % ont été observés (DEVINEAU 1982, 1989). Dans ces mêmes milieux périforestiers, des valeurs bien supérieures allant jusqu'à 8 % ont cependant été obtenues dans des formations jeunes de reconstitution forestière en savane protégée des feux (DEVINEAU, 1984). L'âge des peuplements est en effet un facteur important de la variabilité de leur production ligneuse.

Par ailleurs les distributions des accroissements relatifs observées à Bondoukui sont peu différentes de celles observées dans les forêts semi-caducifoliées de Côte-d'Ivoire. Dans ces forêts en effet les taux annuels moyens sont inférieurs à 6 % chez 80 % des individus et inférieurs à 1 % dans 30 % des cas (DEVINEAU, 1991); les valeurs trouvées à Bondoukui sont très voisines respectivement 75 % et 24 % pour la savane et 73 % et 23 % pour la jachère. Dans les formations savanicoles de Bondoukui les accroissements sont cependant relativement mieux répartis entre les divers individus puisque 50 % des individus en savane et seulement 20 à 30 % en forêt sont responsables de 80 % de l'accroissement net en surface terrière. Ceci serait peut être à mettre en relation avec une moindre importance des phénomènes de compétition entre arbres dans les formations ouvertes de savane.

Les accroissements nets des individus, observés à Bondoukui, sont par ailleurs semblables à ceux trouvés sous d'autres latitudes avec des pluviosités très différentes. MENAUT (1983) dans la région de Dori en zone sahélienne du Burkina Faso, sous une pluviosité de l'ordre de 400 mm, trouve ainsi un accroissement moyen en circonférence de 0,72 cm dans un peuplement d'*Acacia laeta*. Là aussi les valeurs sont très variables selon des individus, certains ne présentent aucune croissance d'autres des rétractions. La plus forte croissance observée est d'environ 3 cm, l'accroissement annuel de la plupart des individus se situant entre 1 et 2 cm[5]. Des accroissements du même ordre sont donnés par d'autres auteurs en région sahélienne : de 1,3 à 3,8 cm à Fété-olé au Sénégal par POUPON (1980) sous une pluviosité d'environ 340 mm, de 1,2 à 1,7 cm pour divers *Acacia* par JOHANSSON *et al* (1992) au Kenya (pluviosité de l'ordre de 350 mm). Dans une forêt sèche du nord de la Côte-d'Ivoire (pluviosité de l'ordre de 1 100 mm) l'accroissement moyen en circonférence pour un peuplement d'*Anogeissus* est de 0,5 cm et le plus fort accroissement observé pour l'espèce est de 0,9 cm. Dans cette même forêt des accroissements supérieurs, de l'ordre de 1 à 1,2 cm ont été observés pour d'autres espèces. L'accroissement net le plus important (4,4 cm) étant dû à un gros *Khaya senegalensis* (DEVINEAU, 1984)[6]. Dans les forêts semi caducifoliées de

---

[3]Sur la relation entre l'accroissement annuel courant et l'accroissement moyen voir par exemple ZARNOVICAN (1981).

[4]Depuis 1992 les sites étudiés ont cependant été enclos, ils ont ainsi été protégés du bétail et des incursions humaines, mais non du feu.

[5]D'après la figure 14 p. 55 de cet auteur.

[6]Calculé à partir des accroissements de surface terrières donnés p. 230-231.

Source : MNHN

Lamto en Côte-d'Ivoire (pluviosité 1 300 mm) la majorité des arbres (98 %) présente des accroissements annuels moyens en circonférences inférieurs à 2,5 cm et plus de 57 % ont des accroissements inférieurs à 0,5 cm, la valeur moyenne étant de 0,6 cm (DEVINEAU 1984)[7]. Les valeurs les plus fortes observées dans ces forêts semi-caducifoliées sont de 7,6 cm pour un *Ceiba pentandra*, de 4,7 cm pour un *Malacantha alnifolia* et de 3,7 cm pour un *Cola gigantea* (DEVINEAU, 1991).

Des valeurs du même ordre sont encore rapportées pour des formations tropicales très différentes. Ainsi ASTHON *et al.* (1983) citant une étude de HEINSDIJK (1963) sur la pluviisylve amazonienne, rapportent des accroissements annuels en circonférence[8] de 2,5 cm/an pour l'arbre moyen de la classe de diamètre 23-35 cm et de 2,5 à 1,2 cm pour la classe 25-155 cm. Dans une forêt humide de Porto-Rico les valeurs trouvées par WADSWORTH (1941-1947) correspondent à des accroissements moyens annuels en circonférence allant de 1,99 cm pour les individus dominants à 0,64 cm pour les arbres du sous-bois, les accroissements moyens de l'ensemble des arbres, toutes catégories confondues, étant de 1,11 cm (GOLLEY *et al.*, 1983).

Hormis les croissances rapides observées chez quelques individus ou dans des formations pionnières des régions les plus humides, les taux relatifs d'accroissements en surface terrière des peuplements et les accroissements radiaux nets moyens des individus paraissent ainsi relativement semblables sous des climats pourtant très divers.

Ces observations amènent à nuancer la notion de décroissance de la productivité ligneuse en fonction de la pluviosité[9]. Certes les formations ligneuses sèches produisent à l'hectare, moins de bois et du bois d'utilité différente (moins de bois d'œuvre, par exemple) que les formations plus humides, mais cette diminution est probablement moins à mettre en relation avec une faible efficacité de la production cambiale des individus qu'avec une diminution de la densité des peuplements en fonction de l'assèchement climatique[10] ainsi qu'avec des allométries et des comportements de croissance différents. À diamètre de tronc égal les arbres des forêts sèches sont par exemple moins hauts que ceux des forêts humides ; ce qui peut traduire une allocation différente des ressources avec une plus grande part allouée dans les formations sèches à l'élaboration des systèmes racinaires, à la reproduction et à la formation d'organes de protection (DEVINEAU, 1982).

Des études théoriques fondées sur la prise en compte des allométries d'allocation des ressources entre les troncs et les autres organes, montrent par exemple qu'un avantage donné aux racines au détriment du feuillage conduit à une diminution de la hauteur maximale pouvant être atteinte par un arbre (GIVNISH, 1995). Une plus forte allocation des ressources aux systèmes racinaires est par ailleurs souvent mentionnée comme une adaptation à la sécheresse ou même aux milieux infertiles.

En savane les comportements de croissance des espèces ligneuses correspondent en outre, dans une large mesure, à ceux généralement observés chez les espèces arbustives (WILSON, 1995). Pour cet auteur, différents mécanismes limitent en effet la croissance en hauteur des arbustes (*shrub*) relativement aux arbres. Il évoque en particulier la caducité des rameaux qui correspond à une durée de vie écourtée des tiges et à la capacité de produire de nouvelles tiges après la mort des plus âgées. Ce phénomène est très fréquent en savane. Il s'observe notamment chez plusieurs des espèces étudiées à Bondoukui comme *Entada africana*, *Pteleopsis suberosa* ou *Detarium microcarpum*.

PRODUCTION LIGNEUSE ET RÉGIME DES PLUIES

La distribution des pluies et la disponibilité en eau du sol sont cependant les principaux facteurs qui règlent les rythmes de la production et la phénologie des arbres de savane. Les liens entre la défoliaison et l'assèchement du sol ont été souvent montrés et les périodes d'accroissements en surface terrière varient bien en fonction du régime des pluies (DEVINEAU, 1976, 1982).

À Bondoukui les variations saisonnières de la circonférence des troncs sont ainsi liées à la disponibilité du sol en eau et à la phénologie de la feuillaison. Les accroissements de circonférence s'observent dès que l'eau du sol devient facilement accessible pour les plantes et se poursuivent durant toute la saison pluvieuse. En revanche dès que le sol s'assèche en fin de saison pluvieuse, des rétractions des troncs apparaissent et se maintiennent pendant toute la saison sèche avec une intensité variable selon les individus, les espèces et les conditions hydriques des sols. Ceci est conforme à ce qui est observé dans d'autres formations tropicales sous climat contrasté : savanes et forêts sèches ou semi-caducifoliées (JEFFERS & BOALER, 1966 ; DAUBENMIRE, 1972 ; DEVINEAU, 1982, 1984, 1989, 1991 ; LIEBERMAN, 1982).

Dans les savanes de Bondoukui, les accroissements en circonférence se produisent alors que la feuillaison des

---

[7]Calculé d'après les données du tableau V-21 p 224.

[8]Les auteurs donnent les valeurs d'accroissement pour les diamètres.

[9]On peut rappeler ici la théorie de JORDAN (1971 a, b) selon laquelle la production de bois reste constante alors que la production foliaire diminue des basses vers les hautes latitudes, mais GOLLEY *et al.* (1983) indiquent que l'on ne possède pas d'explications satisfaisantes de ce type de relation.

[10]La diminution de la densité des peuplements en fonction de l'assèchement climatique est un phénomène phytogéographique bien connu. La diminution de la surface terrière des peuplements savanicoles que montre l'étude de FONTES & GUINKO (1995) en relation avec les différents secteurs phytogéographiques du sud au nord du Burkina Faso, en est un exemple.

Source : MNHN

arbres est achevée. C'est là aussi un fait courant dans les forêts tropicales sous climat contrasté où en général la croissance radiale ne débute pas avant que "la moitié au moins du houppier soit couverte d'un nouveau feuillage" (ASTHON *et al.*, 1983).

La feuillaison précoce, de saison sèche, des formations soudaniennes est bien connue, c'est la "précession du printemps" décrite par CHEVALLIER en 1930. C'est un phénomène assez communément répandu dans les savanes et forêts sèches tropicales et généralement rendu possible grâce à l'utilisation par les arbres de l'eau présente dans les horizons profonds du sol (AUBREVILLE, 1950; JEFFERS & BOALER 1966; BOALER, 1963,1966; SCHNELL, 1970, 1971, MONASTERIO & SARMIENTO, 1976; REEKMANS, 1982; FATUBARIN, 1985, SINGH *et al.*, 1990; FOURNIER, 1991, SEGHIERI, 1996).

ASTHON *et al.*, (1983) indiquent que la feuillaison s'accompagne souvent d'une rétraction mesurable du tronc.

La feuillaison induit en effet une diminution de la teneur en eau des troncs qui, à Bondoukui, est particulièrement importante durant l'intersaison de mars à mai, période où le feuillage de la majorité des arbres est largement reconstitué. C'est la période la plus critique en ce qui concerne le bilan hydrique des arbres de savane. Les fortes contraintes hydriques, qui sont alors observées, sont susceptibles d'influer sur le déroulement de divers processus vitaux. Elles peuvent en particulier induire une diminution de l'activité photosynthétique (BEADLE *et al.*, 1985)[11], comme en témoignent les défoliaisons supplémentaires constatées en 1994. Un lien similaire entre la rétraction des troncs et la feuillaison a été décrit par LIEBERMAN (1982) dans la "forêt sèche" et les savanes de Pinkwae au Ghana, sous climat tropical à quatre saisons.

Certains auteurs tels SINGH *et al.* (*op. cit.*) admettent que les rétractions des troncs sont directement proportionnelles aux contraintes (*stress*) hydriques subies par les arbres. Ainsi à Bondoukui chez *Entada africana,* espèce typiquement décidue, les rétractions restent plus faibles pendant toute la période défoliée, où la transpiration est limitée, que chez les espèces à défoliaison plus fugace.

L'importance des rétractions varie cependant en fonction des espèces car la capacité d'emmagasinage dépend de la densité du bois (SCHULTES *et al.*, 1988; BORCHERT, 1994a). Par ailleurs, chez un même individu, une modification du comportement de croissance (en particulier une diminution accidentelle de la vigueur ou liée à une maladie) est susceptible d'induire des variations de potentiel hydrique non directement liées à une modification de la réserve en eau du sol ou de la demande évaporative.

Chez la plupart des individus cependant, les comportements de croissance varient peu d'une année sur l'autre, comme l'a montré l'étude des corrélations de croissance des individus entre 1994 et 1995[12]. Dans ces conditions l'amplitude des rétractions peut, pour une espèce donnée, renseigner sur le degré de contrainte hydrique subi par chaque arbre. La rétraction est ainsi plus importante durant l'intersaison de mars à mai en 1994 qu'en 1995 chez toutes les espèces étudiées. Ceci suggère un rôle favorable de la forte pluviosité du mois d'octobre 1994 sur la réserve du sol en eau au début de 1995. Cette influence de la pluviosité de la saison précédente sur la réserve en eau du sol a déjà été signalée par divers auteurs en particulier JEFFERS & BOALER (1966). Elle est probablement une des causes majeures de la variabilité de la feuillaison et de la floraison qui s'effectuent durant la saison sèche chez la majorité des espèces ligneuses.

BIBLIOGRAPHIE

ASHTON, P.S., GUILLAUMET, J.-L. & LAWTON, R.M., 1983.– La forêt naturelle : biologie, régénération et croissance des arbres. *in Écosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique*. ORSTOM-UNESCO : 162-197

AUBRÉVILLE, 1950.– Flore forestière soudano-guinéenne. CTFT, Paris 523p.

BEADLE, C.L., LONG, S.P., IMBAMBA, S.K., HALL D.O. & OLEMBO, R.J., 1985.– *Photosynthesis in relation to plant production in terrestrial environments.* Natural ressources and the environment series. 18. Tycooly publishing limited, Oxford:156 p.

BOALER S.B., 1963.– The annual cycle of stem girth increment in trees of Pterocarpus angolensis D.C. at Kabungu, Tanganyika. *Commonwealth Forestry Review* (London), 42: 232-236.

BOALER, S.B., 1966.– Ecology of a Miombo site, Lupa North Forest Reserve, Tanzania. II Plant communities and seasonal variation in the vegetation. *J. Ecol.*, 54 : 465-479.

BORCHERT, R., 1994a.– Water storage in soil or tree stems determines phenology and distribution of dry forest trees *Ecology,* 75: 1437-1449.

BORCHERT, R., 1994b.– Water status and development of tropical trees during drought. *Trees,* 8: 115-125.

CATINOT, R, 1994.– Aménager les savanes boisées africaines. *Bois et Forêts des tropiques,* 241 : 53-58.

[11]Dans un travail de télédétection satellitaire portant sur l'étude de la phénologie des savanes de Bondoukui à partir de données NOAA-AVHRR, GOND (1995) note sur les courbes d'évolution saisonnière de l'indice de végétation "la présence d'un "creux" en fin de saison sèche sur l'ensemble des courbes de moyenne de classe AVHRR". L'évolution de l'indice de végétation au long de la saison sèche correspond à la refoliaison des espèces ligneuses à feuillaison précoce. La correspondance entre l'importance du stress hydrique chez ces espèces et la chute du NDVI observée en fin de saison sèche serait à vérifier.

[12] En pays tempérés, les effets autorégressifs de la croissance passée sur les accroissements ultérieurs sont bien connus (ASTHON *et al.,* 1983). En région tropicale, dans des forêts du Ghana, SWAINE (1987) a montré que la croissance de la majorité des arbres était "autocorrélée", ce qui est aussi le cas dans les forêts semi-caducifoliées de Côte-d'Ivoire étudiées par DEVINEAU (1991).

Source : MNHN

CHEVALLIER, A., 1930.– Sur les trois périodes de réveil de la nature au Sénégal. *C.R Acad. Sc. Paris*, **CXC** : 1444-1446.

CLÉMENT, J., 1982.– Estimation des volumes et de la productivité des formations mixtes forestières et graminéennes tropicales. *Bois et forêts des tropiques,* 198 : 35-58.

CENTRE TECHNIQUE FORESTIER TROPICAL (CTFT), 1988.– *Projet "Inventaire des ressources ligneuses au Mali - inventaire des formations végétales"* Rapport techn. 115 p.

DAUBENMIRE, R., 1972.– Phenology and other characteristics of tropical semi deciduous forest in north western Costa-Rica. *J. Ecol.*, 60: 147-170.

DEVINEAU, J.-L., 1976.– Données préliminaires sur la litière et la chute des feuilles dans quelques formations forestières semi-décidues de Moyenne Côte d'Ivoire. *Œcol. Plant.*, 11 : 375-3 95.

DEVINEAU, J.-L., 1982.– Étude pondérale des litières d'arbres dans deux types de forêts tropophiles en Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan* E, 15 : 27-62.

DEVINEAU, J.-L., 1984.– Structure et dynamique de quelques forêts tropophiles de l'ouest africain. Travaux des chercheurs de LAMTO N° 5, Programme MAB savanes : 295 p.

DEVINEAU, J.-L., 1989.– Accroissements en surface terrière dans des forêts semi caducifoliées de Côte d'Ivoire. *C.R.Acad. Sciences*, Paris, 309, Série III : 423-428.

DEVINEAU, J.-L., 1991.– Variabilité de la croissance en circonférence des arbres dans les forêts semi-caducifoliées de LAMTO. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 46 : 95-124.

DEVINEAU, J.-L., LECORDIER, C. & VUATTOUX, R., 1984.– Évolution de la diversité spécifique du peuplement ligneux dans une succession préforestière de colonisation d'une savane protégée des feux (Lamto, Côte d'Ivoire). *Candollea*, 39 :103-134.

FATUBARIN, A., 1985.– Observation on the phenology of the woody plants and grasses in a savanna ecosystem in Nigeria. *Trop. Ecol.* 26 :32-42.

FONTES, J. & GUINKO, S., 1995.– *Carte de la végétation et de l'ocupation du sol du Burkina Faso. Notice explicative.* ICIV, Université de Toulouse, IDR, FAST Université de Ouagadougou. Ministère de la Coopération Française, projet Campus (88 313 101) : 66 p.

FOURNIER, A., 1991.– *Phénologie, croissance et production végétale dans quelques savanes d'Afrique de l'Ouest.* Variation selon un gradient climatique. Éditions de l'ORSTOM, Études et Thèses, Paris 312 p.

FOURNIER, A., 1994.– Cycle saisonnier et production nette de la matière végétale herbacée en savanes soudaniennes pâturées. Les jachères de la région de Bondoukuy (Burkina Faso). *Ecologie,* 25 : 173-188.

GEERLING, C. 1982.– *Guide de terrain des ligneux sahéliens et soudano guinéens.* H. VEENMAN & ZONEN B.V WAGENINGEN : 340 p.

GIVNISH, T.J., 1995.– *Plant stems; biomechanical adaptation for energy capture and influence on species distributions. Storage in Plant stems Physiology and functional morphology*, Gartner B.L. ed, Academic Press: 3-49.

GOLLEY, F.G., HUTTEL, C. & LEMÉE, G., 1983.– Production primaire brute et nette, paramètres de croissance. *In Écosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique*. ORSTOM-UNESCO : 216-228.

GOND, V., 1995.– *Contribution des données NOAA-AVHRR à la caractérisation des savanes africaines. Approche locale, approche continentale.* Thèse de Doctorat, Université Toulouse le Mirail. 151 p.

GROUZIS, M. & SICOT, M, 1980.– Une méthode d'étude phénologique de populations d'espèces ligneuses sahéliennes : influence de quelques facteurs écologiques. *In* : LE HOUEROU H.N. (ed) : *Les fourrages ligneux en Afrique. État actuel des connaissances. Coll sur les fourrages ligneux en Afrique*, Addis-Abeba. 8-12 avril 1980;:231-237. CIPEA, Addis Abeba.

HINCKLEY, T.M., LASSOIE, J.-P. & RUNNING, S.W., 1978.– Temporal and spatial variations in the water status of trees. *For. Sci.* 24 (supl): (Monograph 20).

HOLBROOK, N.M., 1995.– Stem water storage. *In Plant stems; Physiology and functional morphology*, GARTNER, B.L. ed, Academic Press: 151-174.

JEFFERS, J. N. R. & BOALER, S.B., 1966.– Ecology of a miombo site, Lupa North Forest Reserve, Tanzania. *J. Ecol.* 54: 447-463.

JOHANSSON, S.G. & KAARAKKA V.J., 1992.– Regeneration of cleared *Acacia zanzibarica* bushland in Kenya. *J. Veg. Sci.* 3: 401-406.

JORDAN, C.F., 1971a.– A world pattern in plant energetics. *Amer. Sci.*, 59: 425-433.

JORDAN, C.F., 1971b.– Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. *J. Ecol.*, 59: 127-242.

KLEPPER, B., BROWNING, V.D. & TAYLOR H.M., 1971.– Stem diameter in relation to plant water status. *Plant Physiol.*, 48: 683-685.

KRAMER, P.J., 1969.– *Plant and soil water relationship: a modern synthesis.* M.C. Graw-Hill.

L'HOTE, Y. & MAHÉ, G., 1996.– *West and Central Africa map of mean annual rainfall (1951-1989).* Éditions de l'ORSTOM, Paris.

LIEBERMAN, D., 1982.– Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *J. Ecol.* 7: 791-806.

LIMING, F.G. 1957.– Home made dendrometers. *J. Forestry*, 55: 575-577.

LOUPPE, D., OUATTARA, N & COULIBALY, A., 1995.– Effets des feux de brousse sur la végétation. *Bois et forêts des tropiques*, 245 : 59-74.

MARIAUX, 1977.– Marques et rubans dendromètres (Méthode expérimentale d'étude de la périodicité des cernes dans les bois tropicaux) CTFT, *Information technique* n° 238 : 11 p.

MC BURNEY, T. & COSTIGAN P.A., 1984.– The relationship between stem diameter and water potential in stems of young cabbage plants. *J. exp. Bot.* 35: 1787-1793.

MENAUT, J.-C., 1977.– Évolution of plots protected from fire since 13 years in a guinea savanna of Ivory coast. *Proceedings of the fourth international symposium of tropical ecology*, Panama City, panama : 545-557.

MENAUT, J.-C., 1983.– Production des ligneux. *In* TOUTAIN, B. *et al., "Espèces ligneuses et herbacées dans les écosystèmes pâturés sahéliens de Haute-Volta. Synthèse des résultats du programme A.C.C/ G.R.I.Z.A. (LAT)"* , Ouagadougou : 37-55.

MENAUT, J.-C., SAINT, G. & VALENTIN, C., 1993.– SALT. Les savanes à Long Terme. Analyse de la dynamique des savanes d'Afrique de l'ouest : mécanismes sous-jacents et spatialisation des processus. *Lettre du programme environnement, CNRS*, 10 : 34-36.

MONASTERIO, M. & SARMIENTO, G., 1976.– Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelian Llanos. *Journal of Biogeography*, 3: 325-366.

NOUVELLET, Y., 1993.– Évolution d'un taillis de formation naturelle soudano-sahélienne au Burkina Faso. *Bois et forêts des tropiques*, 237: 45-59.

PARLANGE, J.-Y., TURNER, N.C. & WAGGONER, P.E., 1975.– Water uptake, diameter change, and non linear diffusion in tree stems *Plant Physiol.* 55: 247-250.

Source : MNHN

PHILIP, M.S., 1994.– *Measuring trees and forests.* CAB International: 310p.

POUPON, H., 1980.– *Structure et dynamique de la strate ligneuse d'une steppe sahélienne au nord du Sénégal.* Travaux et documents de l'ORSTOM N° 115. 351 p.

REEKMANS, M, 1982.– Les rythmes phénologiques dans les principales associations végétales de la plaine de la basse Rusizi (Burundi). *Bull. Jard. Nat. Belg./ Bull. Nat. Plantentuin Belg.* 52 : 3-94.

SCHNELL, R., 1970.– *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Vol. I : Les flores. Les structures.* Gauthiers-Villars, Paris : 499 p.

SCHNELL, R., 1971.– *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Vol. II : Les milieux. Les groupements végétaux.* Gauthiers-Villars, Paris : 452 p.

SCHULTES, E.D., MOONEY, H.A., BULLOCK, S.H. & MERNDOZA A., 1988.– Water contents of wood of tropical deciduous forest species during the dry season. *Bol. Soc. Bot. Mex.*, 48: 113-118.

SEGHIERI, J., 1996.– Rythmes saisonniers d'une savane soudano-sahélienne en relation avec l'hydrodynamique du sol. *Écologie,* 27 : 67 78.

SINGH, S.P., RALHAN, P.K., UPADHYAY, V.P. & NEGI, G.C.S., 1990.– Seasonal changes in stem diameter and leaf development in a tropical montane forest. *Journal of Vegetation Science,* 1: 165 -172.

SPICHIGER, R. & PAMARD, C, 1973.– Recherches sur le contact forêt-savane en Côte d'Ivoire : étude du recrû forestier sur des parcelles cultivées en lisière d'un îlot forestier dans le sud du pays Baoulé. *Candollea,* 28 : 21-37.

STITT, M. & SCHULZE, E.D., 1994.– Plant growth, storage, and ressource allocation: from flux control in a metabolic chain to whole plant level. *In* "Flux control in biological systems. From enzymes to populations and ecosystems". E.D. SCHUZE ed.: 57-118.

SWAINE, M.D., HALL, I.J. & ALEXANDER, I.J., 1987.– Tree population dynamic at Kade, Ghana (1968-1982). *J. trop. Ecol.*, 3: 331-345

TILMAN, D., 1988.– *Ressource competition and community structure.* Princeton University Press, Princeton, New-Jersey : 296 p.

VUATTOUX, R., 1976.– Contribution à l'étude de l'évolution des strates arborées et arbustives dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Deuxième note. *Ann. Univ. Abidjan,* C 7 : 35-63.

WADSWORTH, F.H., 1941-1947.– Growth in the lower montane rain forest of Puerto Rico. *Carribean Forester,* 8:27-43.

WHITE, F., 1983.– The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa. UNESCO: 356 p.

WILSON, B.F., 1995.– *Shrub stems:form and function. in Plant stems Physiology and functional morphology.* GARTNER, B.L. ed, Academic Press: 91-102.

WORNSKI, E.E., HOLMES, J.W. & TURNER, N.C., 1985.– Phase and amplitude relation between transpiration, water potential and stem shrinkage. *Plant Cell Environ.*, 8: 613-622.

ZARNOVICAN, R., 1981.– À propos de l'estimation de l'accroissement annuel courant par l'accroissement périodique moyen. *Can. J. For. Res.*, 11 : 735-738.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The Bondoukui site belongs to the Sudanian region and is situated on the northern limit of the *Isoberlinia doka* woodlands, as defined by WHITE (1983). Pastoral and agricultural activities are important. *Terminalia avicennioides*, *T. laxiflora* and *Butyrospermum paradoxum* are dominant species.

The site is located between the 900-1000 mm isohyetal curves (L'HOTE & MAHÉ, 1996). The climate is typically Sudanian with unimodal rain and temperature patterns. There is a humid season from May to October and a dry season from November to April.

The beginning and the end of the humid season constitute two inter-seasons, the first centered around May, the second around October.

Girth growth of trees was monitored monthly with band-dendrometers (LIMING 1957) during two years (1994-1995) on two sites. The first site is a woodland savanna with a density of 1 500 trees/ha, a tree cover of about 50% and a basal area of 5.4 m^2/ha. *Pteleopsis suberosa*, *Butyrospermum paradoxum* and *Entada africana* are the dominant tree species. *Andropogon ascinodis* and *Loudetia togoensis* dominate the grass layer (FOURNIER, 1994).

The second site is a twelve year-old fallow characterized by *Andropogon gayanus*. Tree density is 1 400 trees/ha, tree cover is about 25% and the basal area is 3.3 m^2/ha. *Terminalia avicennioides* is the main dominant tree species.

On each site dendrometers were fixed at a height of 1.30m on the trunk of every trees with a girth of more than 20 cm. Growth of eighty-four trees belonging to fourteen species was monitored (TAB I & II). Tree phenology was also observed, using the GROUZIS & SICOT (1980) method.

The rain pattern was very different between the two years. Total rainfall was 1 247 mm in 1994: rains were particularly abundant in August. but September and October were also very rainy. In contrast, total rainfall was only 672 mm in 1995. July and September received very little rain and there was no rain at all in October (FIG. 1).

During the dry season, soil humidity in the -30 cm depth horizon is rarely lower than the humidity at pF 4.2. Soil water thus seems to be relatively available for trees all year long (FIG. 2 & 3).

The net annual increment between years i-1 and i,

$$AN_{i-1 \to i} = g_i - (g_{i-1} - M_{i-1 \to i})$$

where g_i and g_{i-1} are the basal area of the community, and $M_{i-1 \to i}$ is the basal area of trees dead between years i-1 and i,
and the relative growth rate between years i-1 and i,

$$R = \left(\frac{AN_{i-1 \to i}}{g_{i-1} - M_{i-1 \to i}} \right) \times 100$$

are calculated.

The relative growth rates in 1994 and 1995 were respectively 2.7 and 2.5% in the savanna and 2.1 and 2.2% in the fallow. Net annual growth rates were 0.11 and 0.10 m^2/ha in the savanna and 0.05m^2/ha in the fallow. These relative growth rates are close to those observed, with the same method, in an *Anogeissus leiocarpus* dry forest (2.4%) or in some semi-deciduous forests (1.4 to 2.6%) in Ivory-Coast (DEVINEAU, 1982, 1984, 1989).

Yet, growth rates vary greatly among species and individuals and significant differences were observed in the savanna plot (TAB. III). The growth rate of a species may also vary with the location. Growth rate of *Terminalia avicennioides* is thus higher in the fallow than in the savanna (TAB. IV).

Growth rate distributions are irregular but very similar on both sites (FIG. 4) where 50% of the individuals produce almost 80% of the net increment of the community. The proportion of individuals with a growth rate under 6% is respectively 75% and 73% in the savanna and in the fallow. This proportion is 24% and 23% respectively for individuals with a growth rate under 1%.

These values are very similar to those observed in the semi-deciduous forest of Ivory-Coast, where growth rates are under 6%

Source : MNHN

for 80% of the individuals and under 1% for 30% of them. Nevertheless, growth rates are less equitably distributed in these forests, where 80% of the net basal area increment is produced by only 20 to 30% of the individuals (DEVINEAU, 1991).

At Bondoukui, seasonal increment of basal area occurs from July to September, during the most rainy period (FIG. 5). Shrinkage of the trunks appear in October or November, when the soil becomes dry. The shrinkage may be quite significant and has reached 1.5% of the community basal area on the Bondoukui plots.

The highest shrinkage is observed from March to May, when the soil water supply is still low and when almost all the trees are in leaf. In deciduous species like *Entada africana,* high shrinkage clearly coincides with leafing (FIG. 6).

Leafing thus induces a decrease of the water-potential of trunks, which is specially important during the March to May inter-season.

As assumed by SINGH *et al.* (1991), trunk shrinkage may be related to hydric stress. The period from March to May is therefore critical for the hydric balance of savanna trees. During this period, water stress may affect phenological patterns and various vital processes, like photosynthesis[(1)]. As an example, the extra defoliation which occurred in May 1994 (and not in 1995) in *Butytospermum paradoxum* or *Pteleopsis suberosa* are related to higher shrinkage in 1994 than in 1995 (FIG. 6 & 7).

In almost all species, shrinkage by the end of the dry season was less important in 1995 than in 1994. This may be related to a better soil water supply in 1995 (FIG. 2 & 3) due to the importance of rain during September and October 1994 (FIG. 1). This influence of the previous rainy season on soil water level has been reported by various authors (JEFFERS & BOALER, 1966) and is probably one of the main causes of the phenological variability from year to year.

Despite the fact that rain and soil water availability govern the pattern of basal area increment, comparison with data from other sites under different climatic conditions shows that radial growth of trees does not decrease under dry climates as is generally reported for wood production in forests or woodlands (CLEMENT, 1982). Basal area growth rate at the individual level and species level, as well as relative growth rate at the community level, vary mainly with species potentialities and age of communities. It is therefore assumed that the decreasing wood production of communities under dry climate is neither due to a low efficiency of cambial production nor more generally, to a low growth capacity of species of dry regions. The decrease in wood production of communities is probably related to stand density -which is influenced by the water availability of soil- and to resource allocation within trees.

[(1)]Working on the phenology of the Bondoukui savanna from NOAA-AVHRR data, GOND (1995) remarks that the NDVI curve is always depressed at the end of the dry season when a majority of trees is already in leaf. The link between the fall of the NDVI and the hydric stress of trees should be verified.

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (3) 1997 : 233-250

THE GUERBES-SENHADJA WETLANDS (N.E. ALGERIA) Part I: AN OVERVIEW*

Boudjema SAMRAOUI and Gérard de BELAIR

Département d'Écologie, Institut des Sciences de la Nature, Université Badji Mokhtar, B.P. 12, 23000 Annaba, Algérie.

SUMMARY
(original scientific paper)

We have undertaken a systematic survey of the Guerbes-Senhadja wetlands which have, so far, remained fairly unexplored. Thirty-one sites are described in the present paper (part I) which includes a discussion of the status and the biogeographical origin of the fauna and the flora of the area. A preliminary list of 468 species has been recorded. The Afrotropical 'pocket' of relict aquatic species centred around El Kala should be extended to include the Guerbes-Senhadja wetlands complex. Part II will deal with the ecological analysis of the data and will provide proposals related to conservation measures.

KEY WORDS : Algeria - Numidia - Wetlands - Biodiversity - Biogeography.

RÉSUMÉ
(travail original)

LES ZONES HUMLIDES DE GUERBES-SENHADJA. PREMIERE PARTIE : VUE D'ENSEMBLE.
Le Nord-Est algérien rassemble un vaste ensemble de zones humides. Nous pouvons les répartir en deux complexes : celui d'El Kala et de Guerbès-Senhadja. Ce dernier fait l'objet de l'étude présente et comporte la description de 31 sites humides de grande importance et pratiquement inexplorés. L'étude de cet ensemble comporte une présentation de ses caractéristiques mésologiques, une brève situation et une liste floristique et faunistique de chacun de ces sites, comportant 334 espèces végétales et 134 espèces animales, enfin une réflexion sur leur biodiversité. Une 2° partie abordera l'analyse écologique de la flore et de la faune conduisant à identifier les sites de haut intérêt, une typologie et une stratégie de protection.

MOTS CLÉS : Algérie - Numidie - Zones humides - Biodiversité - Biogéographie.

INTRODUCTION

The present paper (part I) is devoted to a descriptive survey of an important but practically unexplored wetland complex, the Guerbes-Senhadja (FIG. 1). Part II will deal with the ecological analysis of the flora and the fauna (whose inventory is still in progress) with the idea to identify the habitats worthy of urgent protection. Indeed, the world-wide erosion of biodiversity through the loss or degradation of ecosystems is at its worst in Mediterranean wetlands. In Algeria, these habitats are scarce and increasingly threatened (SAMRAOUI *et al*, 1992; DE BELAIR & SAMRAOUI, 1994). The purpose of this paper is to present the diversity of habitats and wildlife within a wetland complex whose importance may have been previously overlooked. The study area also provides excellent opportunities to study ecological problems (adaptation to the temporary nature of most of the ponds, predation of indigenous and exotic fish, anthropic impact, etc.) which may lead to a better understanding of the structure and the interactions found within these habitats (WILLIAMS, 1987).

This wetland complex is poorly known at the national and international levels (BRITTON & CRIVELLI,

* Manuscrit reçu le3 août 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 13 mai 1997.

Source : MNHN

1993) and few scientists have visited the area (cited in THOMAS, 1975). Recently however, the area was hydrogeologically studied by KHAMMAR (1981) and MAJOUR and OUELAA (1990).

THE STUDY AREA

THE GEOGRAPHICAL SITUATION (FIG. 1 & 2).

The G-S wetlands [1] are located between the latitudes 36°45' and 37°N and the longitudes 7°13' and 7°30'E, in the eastern part of Algeria, just west of the Edough mountains, on the other side of which the Annaba-El Kala wetlands are found. Their south-western boundary is Djebel Safia, which rises to 330 m. It is limited to the south-east by Lake Fetzara and to the east and north-east by Djebel El Foul (culminating at 541 m), while the Mediterranean sea provides the north-western border (MARRE, 1992). The recorded wetlands cover about 1 500 ha (excluding riverine forests) while, as a whole, the G-S region is spread over 20, 600 ha.

GEOMORPHOLOGY

The G-S wetlands (FIG. 2) are located at the confluence of two valleys: the first drained by the Oued (Wadi) El-Kébir and oriented North-South and the second oriented East-West and drained by the Oued El-Kébir, Oued Magroun and Oued El Aneb, tributaries of the Oued El-Kébir. A series of garaât (ponds and marshes) and a coastal oued (Oued Dissia), oriented South-East/North-West, suggest that the Oued El-Kébir flowed into the sea through the Oued Dissia or some other depressions to the north. This hypothesis is suggested by the general direction (East-West) of the oued feeding today the Oued El-Kébir on its bank.

During the late Quaternary period, owing to the dominant north-western winds, a dune of 8 000 ha was erected. The shape of this dune (triangular) and its North-Western/south-eastern orientation were imposed by these winds. Its base (average alt. = 40 to 70 m) is located towards Ben Azzouz, at the confluence of the Oued Maboun and the Oued El-Kébir. The effect of the winds decreases from sea to mainland and, whereas deposits are plentiful on the coast, they are much reduced inland. This

FIG. 1.– Map of North-Eastern Algeria, showing the locations of the wetlands.
Carte de situation des zones humides du nord-est algérien.

[1] The Guerbès-Senhadja wetlands.

Source : MNHN

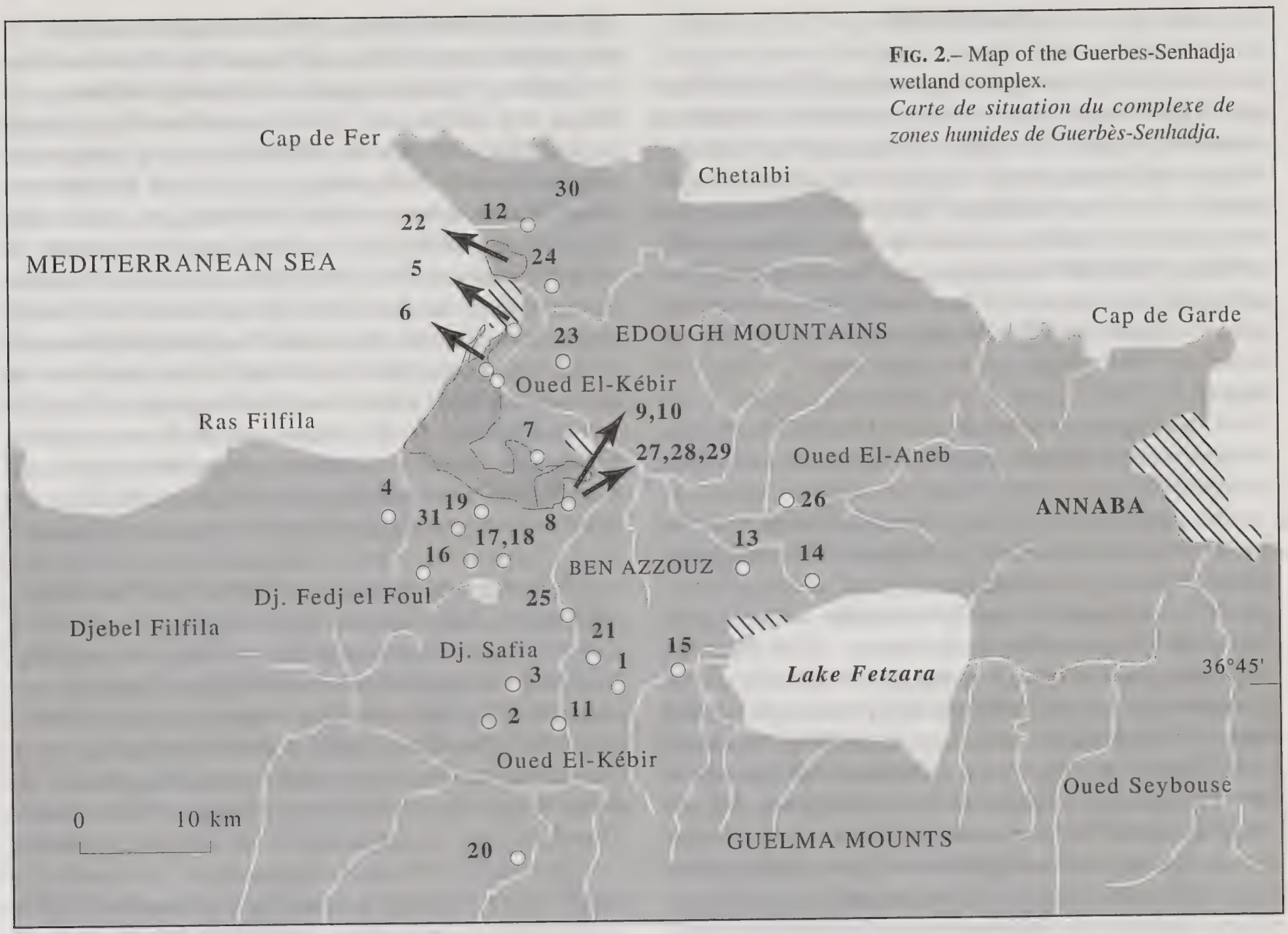


FIG. 2.– Map of the Guerbes-Senhadja wetland complex.
Carte de situation du complexe de zones humides de Guerbès-Senhadja.

dune probably diverted the Oued El-Kébir on its north-eastern side towards the North, up to the base of Djebel El Foul, creating in the process a series of pools on its South-Western side. The obstruction of the river bed and the gentle slope has favoured the extension of the alluvial plain. The groundwater discharge from these dunes (estimated at 800 l/s by KHAMMAR, 1981) and the slowness of drainage have resulted in the formation of several alder carrs and dune lakes like Demnat Ataoua, Khellalba, Lake Sidi Freitis and Lake Marsadelle, reminiscent of what is found between Cap Roux and the mouth of the Oued Seybouse. Most of the wetlands studied here, except for some of them, are found along the South-West and North-East sides of the triangle made by the dune, where the alluvial plain of the O. El-Kébir, the lakes and the pools have created two series of depressions between the dunes and the mountains.

CLIMATE

The G-S wetlands have a typical Mediterranean climate. As no meteorological station is present in the study area, our data come from surrounding stations, and in particular from Skikada, on the coast to the West, and from Azzaba, inland, to the South-West. At Skikda, rainfall averaged 722 mm between 1960 and 1989 (MAJOUR & OUELAA, 1990) and 830 mm between 1929 and 1938 (SELTZER, 1946). At Azzaba, it averaged 614 mm between 1968 and 1987 (ibid. 1990) and 744 mm between 1913 and 1938 (SELTZER, 1946).

The mean temperature is about 17°C at Skikda (1960/1989) and 17.9°C at Azzaba (1979/87). Skikda has a mean winter temperature of 7.4°C and Azzaba 4.6°C. They have a mean summer maximum of 29.1°C and 36.9°C, respectively.

The entire southern zone belongs to the subhumid bioclimatic level of vegetation (EMBERGER, 1952) with mild winters (m > 3°C, COTE, 1974). The largest part of the G-S region has a warm and humid summer, analogous to that of El Kala where the summer humidity is over 70% (1913/1938; SELTZER, 1946). Therefore, the climate can be considered tropical or at least subtropical, similar to what has been found for the Lac des Oiseaux (SAMRAOUI *et al*, 1992) and the Lac Noir (DE BELAIR & SAMRAOUI, 1994). The floristic and faunistic data both agree with this assumption (SAMRAOUI *et al*, 1993).

Source : MNHN

METHODS

This study was carried out from May 1990 to April 1997. Maps of the G-S region are either outdated or innacurate because of various changes that have affected the area (drainage, habitat fragmentation, farming, sand extraction and road building). The number of discovered sites has steadily built up over the years. Consequently, sampling effort (66 visits to the area) has not been uniform and newly discovered sites have barely been investigated and are included here in order to present an exhaustive site inventory. Three stages can best summarize our data collection:

1) Mapping was often facilitated by useful information provided by locals. Longitude and latitude were noted using a GPS.

2) A preliminary typology was established from the landscape/structure of the vegetation of the sites (pond, marsh, alder carr, riverine forest...)

3) A systematic or stratified sampling of the vegetation (classified according to ARRIGNON, 1976; FELZINES, 1982) was carried out according to the size of the site. Zooplankton was collected using a plankton net (mesh size = 50 u). Data provided concern sampling carried out during May-July 1993. A full analysis of the data will be provided by SAMRAOUI *et al.* (*in prep.*). Sampling was pursued throughout the year about once a month to take into account the phenology of the species. Fish, aquatic insects and other invertebrates were collected using a dip net. Flying insects were sampled using a butterfly net, while birds and reptiles where recorded using binoculars (and, at times, telescope lenses) along a transect on the shores of the various sites.

Voucher specimens are kept at the Laboratoire de Recherche des Zones Humides (Annaba University). Emphasis, in this study, has been put on maximizing data collection to provide an overview of the G-S wetland complex and a starting point to a methodological data sampling (FRONTIER, 1983; SOUTHWOOD, 1978), aimed at uncovering complex interactions (CARPENTER, 1987).

HABITATS

Twenty six sites are described. Among them, three do not, *sensu stricto*, belong to the G-S region, but to its eastern part, in the valley of the O. El Aneb. It is worth noting that the inventory of the fauna is far from being complete.

1) *Garaet Boumaïza (36°49'155 N, 7°18'975 E; surf. area: about 70 ha).*– This temporary marsh is maintained by rainfall, runoff and seepage from the hills of Boumaïza, located in its NNE part. The hills are constituted of various schists, with cipolins, amphibolit and pyroxenit horizons (MAJOUR & OUELAA, 1990). The plain occupied by this marsh is crossed by a depression SE-NW towards the O. El-Kébir. This depression was probably a tributary or a former bed of this oued. The composition of the alluvial deposits has resulted in the formation of salty soils unsuitable for farming. This saline zone is grazed by cattle and sheep. The substrate, at a depth of about 2 m, is also salty. At the bottom of the hills, tomatoes and water-melons are cultivated and irrigated with over twenty wells, all situated at the base of the hills. The relict flora of this marsh, absent from the main depression, has colonized these artificial water holes. This has resulted in the persistence of the wetland flora, which includes 76 species of the 318 recorded species. Some of these water holes are inhabited by the mosquito fish *Gambusia affinis*, while others are occupied by the endemic *Phoxinellus punicus* or are devoid of fish, resulting in a very diverse aquatic fauna.

2) *Garaet Aïn-Magroun (36°50'225 N, 7°16'943 E; surf. area: about 9 ha).*– This site belongs to a series of marshy depressions which are currently disappearing, except for the large depression of G. Hadj Tahar. It is oriented SE-NW. Originally these depressions used to form a single unit. The Oued Dissia, in the NW, probably constituted the exit of this unit, in the former bed of the O. El-Kébir before the Quaternary formation of the dunes. Therefore, soils are constituted of clay and silt alluviums.

This marsh occupies a depression to the South of a small hill (alt. 21 m), covered by a plantation of olive trees. The surrounding dry meadow is rich in *Graminaceae* and *Papilionaceae*. 45 plant species are recorded from this site, scattered between a marsh and a wet meadow. This habitat is a breeding site for the Mallard (*Anas platyrhynchos*).

3) *Garaet Hadj Tahar (36°51'774 N, 7°15'957 E; surf. area about 75 ha).*– This marsh is enclosed to the northwest by clay and sandstone hills, which rise gradually to 200 m, to the east by dunes and to the south-east by the alluvial plain of the O. El-Kébir. The depression occupied by this marsh is oriented NW-SE. Its larger part is covered by water during the rainy period. It can remain thus throughout the year during wet years in spite of summer evaporation and heavy pumping by the locals. Colluvial landslides are gradually filling this marsh, the depth of which does not exceed 2 m. We have noted 89 plant species, stratified in four belts around the open water and a reduced alder carr. This is an important wintering site for waterfowl (>10 000 birds). The avifauna's list will probably be extended in the future. Three rare species (*Oxyura leucocephala*, *Anas nyroca* and *Porphyrio porphyrio*) breed in this habitat, which also hosts colonies of *Chlidonias hybridus* and *Bubulcus ibis*. The presence of the Afrotropical belostomid relict *Hydrocyrius columbiae* is particularly noteworthy.

4) ***Garaet Sidi Lakhdar (36°54'780 N, 7°12'055 E; surf. area about 25 ha)***.– This site is situated in the prolongation of the marshes mentioned above (including G. Nouar Ezzouaoua) to the NW, in a depression with similar substratum. Although the waters of G. Hadj Tahar flow towards the O. El-Kébir, the waters of this site flow towards the sea. It is dominated to the SW by the Djebel El Foul (alt. 541 m), and by the Djebel Filfila to the W (alt. 585 m), and to the NW and E by the dunes (mean alt. 50 m). Thirty years ago this marsh formed a single unit (as shown on old maps). Today, it is fragmented into three ponds, wells and pits dug for irrigation purposes. Therefore, the vegetation has changed but still comprises relict species of the former flora. In the past, this marsh was almost entirely surrounded by cork oak forests, also found on dunes with copious groundwater. Today, these forests are restricted to some isolated trees or groves. 89 species have been recorded, which can be sorted in six groups according to habitat: open water, pond shores, relict alder carr, wet and dry meadows, and cork oak forest. This site hosts several Afrotropical dragonfly relicts and, among the zooplankton, one can find the Afrotropical cladoceran *Scapholeberis kingii* and the locally rare *Ceriodaphnia reticulata*. A recent colonization of the site by *Gambusia affinis* with a concomitant decline of *Phoxinellus punicus* and many invertebrates is worth mentioning.

5) ***Nechaa Demnat Ataoua (36°56'132 N, 7°14'780 E; surf. area about 280 ha)***.– This site is noteworthy for its alder carr and marsh. It is located west of the Edough mountain, on the left side of the O. El-Kébir. THOMAS (1975) is the only scientist to have given a short description of the site. The Demnat Ataoua alder carr and the Garaet Messaoussa marsh adopt a general N.W.-S.E. direction. Its functional processes are similar to those found in most of the other marshes of the region. It is located upstream of dune depression. The marsh constitutes the catchment area of the alder carr in the alluvial plain of the O. El-Kébir. The soil texture is sandy in the NW on account of the dunes' deposits, and becomes gradually clayey in the SE owing to the alluvial deposits of the O. El-Kébir. This marsh is fed by two oueds (O. Ras El Ma and O. El Abiod); both have their sources at the base of the dunes.

The combination of these factors promotes the development of different stages of the wetland vegetation dynamic: species of natural and artificial water holes, often temporary, willow plantation, alder carr, cork oak forest. 93 plant species have been recorded in total.

6) ***Garaet Dissia (36°55'349 N, 7°15'284 E; surf. area about 1,5 ha)***.– Today this marsh is located close to a few scattered ponds used for irrigation. These ponds are situated at the base of the former interdunary depression and constitued formely a marsh of several hectares. The remnants of this marsh are characterized by scattered groves of cork oak in the sectors which are damp in winter, and by willow groves and heather moors in the waterlogged depressions with peat development. The substratum is exclusively sandy. The dune meadow surrounding the open water is composed of numerous *Papilionaceae* and *Graminaceae* (38 plant species). This pond is used by several species of *Orthetrum*, a dragonfly genus which avoids densely vegetated habitats (MENAI, 1993).

7) ***Nechaa Khellalba (36°5'516 N, 7°17'576 E; surf. area about 75 ha)***.– This site is almost exclusively constituted of an alder carr. It leans against the dunes to the NW and is open towards the alluvial plain of the O. El-Kébir. It is two to three hundred metres, wide and three to four km long. This alder carr is fed by springs and small streams which originate from the dunes and flow towards the O. El-Kébir. The substratum of this alder carr is exclusively peat over sand, owing to the abundant organic matter left by this wet forest. Originally, it could have been one of the beds of the oued; indeed, its direction is approximately that of the O. El-Kébir, at the foot of the dunes. We have grouped its flora according to strips parallel to the axis of the alder carr, from the dune to the inner alder carr. We number 61 species. The important role of the alder groves as a refuge from the dessicating heat during the dry season cannot be overemphasized. Aestivating insects (dragonflies, butterflies....) can be found there during the summer (SAMRAOUI, in prep.).

8) ***Lake Sidi Freitis (36°53'975 N, 7°17'437 E; surf. area about 40 ha)***.– The lake is located in an interdunary depression, oriented NW-SE. It is fed by the dune groundwaters to the NW, and by several dune springs to the W and E. It has been known to scientists since 1861 because of its faunistic and floristic richness. Until recently, its isolation (insularity may be a better term) has favoured its preservation. It is composed of two units: a marshy scrub of about 26 ha in the NW and a small lake of 13 ha in the SE. It is usually dry in the summer, because of water pumping for irrigation. Its depth does not reach 1.5 m. To the W, it is bordered by a dune (height: 57 m) and to the E by a dry meadow located at the foot of another dune (height: 28 m). The inventory of the flora of this site yielded 113 species.

This lake is floristically the richest of all the sites of the region. The list is not exhaustive, since some species previously recorded have not been seen by us. In contrast, several species had not been recorded by our predecessors who noted 67 species. *Orchidaceae, Cyperaceae, Juncaceae* and *Graminaceae* are worth noting. Moreover, 46 algal species have been recorded by GAUTHIER-LIEVRE

Source : MNHN

(1931). The fauna is among the richest found in the whole wetland complex. However, as happened to G. Sidi Lakhdar, the recent invasion of the site by *Gambusia affinis* winter, to have had a dramatic impact on the endemic fish and invertebrates fauna.

9) ***Garaet Chichaya (36°53'791 N, 7°18'230 E; surf. area about 50 ha).***– Oriented NW-SE, this marsh stretches down to a gentle slope towards the SE. In the NW, it is fed by the dunary ground-waters and lies in a fan-shape depression open towards the SE, near the alluvial plain of the Oued El-Kébir. There is a continuity with G. Sidi Makhlouf. The substratum is constituted, in the NW, by dunary sand, mixed with peat. This soil is replaced in the SE by the silt clay of the plain. The NW is entirely occupied by an alder carr, more or less embedded in the dune. The alder carr is constituted of the usual species of this formation type. To the SE, a marsh follows on a gentle slope ending up in open water, temporary or not according to the annual rainfall and the pressure of water pumping. So far, 50 species have been recorded.

10) ***Garaet Sidi Makhlouf (36°53'094 N, 7°18'248 E; surf. area about 50 ha).***– The geomorphological situation and the substratum of this site are identical to those of G. Chichaya. Both constitute a single unit, oriented NW-SE towards the alluvial plain. 102 species are distributed between a dry meadow, a wet meadow, a marsh and open water. This alder carr hosts the same species as the previous one, its edge evolving towards a cork oak forest. The avifauna is noteworthy by the presence of the Ferruginous duck, probably breeding sporadically when the site does not dry up too quickly. *Porphyrio porphyrio* is another notable breeding species. The rare neuropteran *Lertha barbara* has has only been found within this site in the G-S complex.

11) ***Oued Maboun and its riverine forest (36°50'345 N, 7°17'313 E).***– This intermittent stream is dry from July until the autumn rains (September). Small dams used for irrigation create temporary pools during the rainy period. This Oued is oriented N-S and flows into the O. El-Kébir NE of Ben Azzouz. The soil is, therefore, alluvial. It harbours a total of 57 plant species, including open water, banks and meadows.

12) ***Lake La Masardelle (37°00'815 N, 7°15'637 E; surf. area about 10 ha).***– This interdunary depression, open towards the sea, has been previously visited by THOMAS (1975). It is located south of El Marsa. It is part of the deeper and wider portion of a rill. Its exutory to the sea has been silted by eolian deposits. This "lake", which is maintained by ground water and a stream, is generally drained in August. 22 plant species have been recorded in open water and in wet meadows.

13) ***Garaet Bordj du Cantonnier (36°52'168 N, 7°22'760 E; surf. area about 2 ha).***– Although open water covers this site in winter, water-pumping for irrigation is currently reducing its extent. Few hygrophilic species remain, and the specific richness is very much reduced: 21 species.

14) ***Garaet Tacha (36°51'979 N, 7°23'587 E; surf. area about 0,5 ha).***– This narrow marsh is found in a small valley, fed by a streamlet that opens intermittently towards the Oued El Aneb. It is oriented SE-NW. In spite of its reduced surface, its number of plant species (33) is noteworthy. The substratum is constituted of clayey schist, like the south-eastern hills.

15) ***Garaet El-Loughat (36°50'N, 7°17'E; surf. area about 38 ha).***– It is located in a depression, at the foot of clayey schist hills, oriented S-N, and is fed by a streamlet which flows in the same direction. 35 plant species were recorded in this marsh surrounded by a wet meadow. This site harbours an important colony (13 nests) of White Storks.

16) ***Garaet Bechna (36°53'082 N, 7°17'802 E; surf. area about 2 ha).***– This pond stretches to the north of G. Sidi Makhlouf into a dune depression. Its vegetation is dominated by *Isoetes velata,* with 20 other plant species. Its substratum is sandy and clayey.

17) ***Garaet aux Linaires (36°52'N, 7°18'E; surf. area about 0,5 ha).***– Located at the foot of the north-eastern dunes surrounding G. Sidi Makhlouf, this pond is subjected to water pumping for farming. It is also dominated by *Isoetes velata,* with four other species.

18) ***Garaet Bouina (36°53'490 N, 7°17'574 E; surf. area about 25 ha).***– This site, oriented NW-SE, stretches in a dune depression. It was probably in contact in the past with an alluvial plain. Located to the NW of G. Chichaya, its substratum is sandy and peaty in the SE, and clayey in the NW. From SE to NW, open water, marsh and ash grove occur, surrounded by wet meadows. A high number (72) of plant species have been recorded. Both *Anas nyroca* and *A. platyrhynchos* breed on this site.

19) ***Garaet Nouar Ezzouaoua (36°54'188 N, 7°12'463 E; surf. area about 13 ha).***– Located to the SE of G. Sidi Lakhdar, in the same depression in Numidian clays, this marsh is reduced to three artificial water holes for irrigation and one stream. The pits and the wet meadows only harbour 21 plant species.

20) ***Garaet Aïn-Nechma (36°48'837 N, 7°16'728 E; surf. area about 18 ha).***– This complex is situated in the

Source : MNHN

alluvial plain of the Oued Maboun. In the past, it was a tributary of this Oued, but today it is fragmented into ponds and marshes. It is located to the south of Ben Azzouz and fed by a number of streamlets, as well as by the Oued's overflow. The open water and the wet meadow harbour 35 plant species.

21) ***Garaet aux Oliviers (36°50'N, 7°18'E; surf. area about 2 ha).***– Located to the east of G. Hadj Tahar, this marsh used to be part of it before the road Ben Azzouz-Azzaba was built. Its substratum is made of alluvium. We have recorded 23 plant species. Fairy Shrimps had been recorded here before the arrival of the Mosquitofish *G. affinis*.

22) ***Lagoon of Oued El-Kébir (36°59'N, 7°16E; surf. area about 1 ha).***– This lagoon occupies the site of an ancient meander of the Oued El-Kébir, to the east of its present estuary. The alkalinity of the substratum limits the number of plant species to ten.

23) ***Garaet Beni M'Hamed (36°57'N, 7°16'E; surf. area about 380 ha).***– This salty marsh stretches near the estuary of the O. El-Kébir on its right bank. It is dominated by halophilic plant species and is fed by the overflow of the O. El-Kébir. Its soil is made up of alluvium and hill colluvium (Numidian clays). A wet meadow, with *Graminaceae*, *Papilionaceae* and *Ranunculaceae* surrounds the marsh. This is another important site for wintering waterfowl (>3 000 birds recorded in 1996). 20 plant species are recorded.

24) ***Garaet Haoua (36°58'N, 7°18'E; surf. area about 260 ha).***– G. Haoua is situated on the left bank of the O. El-Kébir. It stretches between the dunes of Guerbes to the west and the banks of the O. El-Kébir to the east, opposite the marsh described above. Its substratum is made up of alluvium and dune sand. Its plant species are identical to the other marsh, except at the foot of the dunes, where three alder carrs are found. 42 plant species are recorded.

25) ***The Oued El-Kébir's riverine forest.***– Once it has reached the G-S plain, the Oued El-Kébir spreads into numerous meanders. It winds for over 20 km to cover an actual distance of 12 km (SE-NW direction) between Ben Azzouz and the sea. This allows the development of a riverine forest which can be rather dense. We have noted 52 plant species.

26) ***The Oued El Aneb's riverine forest.***– A major tributary of the previous Oued, it has its source in the Edough mountains. Its direction is E-W while its substratum is clayey and alluvial. It harbours 45 plant species.

27) ***Garaet El Guelb. (36° 53' 206 N, 7° 18' 538 E; surf. area about 15 ha).***– A marshy depression within the valley of the Oued Esseghir, dominated by *Scirpus lacustris*.This is another breeding site for several species of waterfowl.

28) ***Garaet Ouajaa. (36° 53' 192 N, 7° 18' 963 E; surf. area about 20 ha).***– Another marshy depression on the northwestern side of the O. Esseghir. A breeding site for the Ferruginous Duck and the Purple Gallinule.

29) ***Sidi Makhlouf canal (36° 53' 295 N, 7° 18 478 E).***– A man-made canal dominated by *Glyceria fluitans* and *Rorripia amphibia*... It harbours the locally rare *Chirocephalus diaphanus*.

30) ***Garaet El Azla. (36° 59' 477 N, 7° 19' 541 E; surf. area 0.5 ha).***– A temporary pond located close to lake La Marsadelle, notable by the presence of the endemic *Phoxinellus punicus*.

31) ***Emifor. (36° 54' N, 7° 12 E, surf. area 0.01 ha).***– An artificial pool, progressively colonized by pioneer aquatic vegetation.

THE BIODIVERSITY AND BIOGEOGRAPHY OF THE G.S. WETLANDS

Many factors are responsible for the presence of a large number of species of very distant biogeographical origins in the area (FIG. 3, 6). The variety of microclimates, the relative geomorphological complexity (dunes, moun-

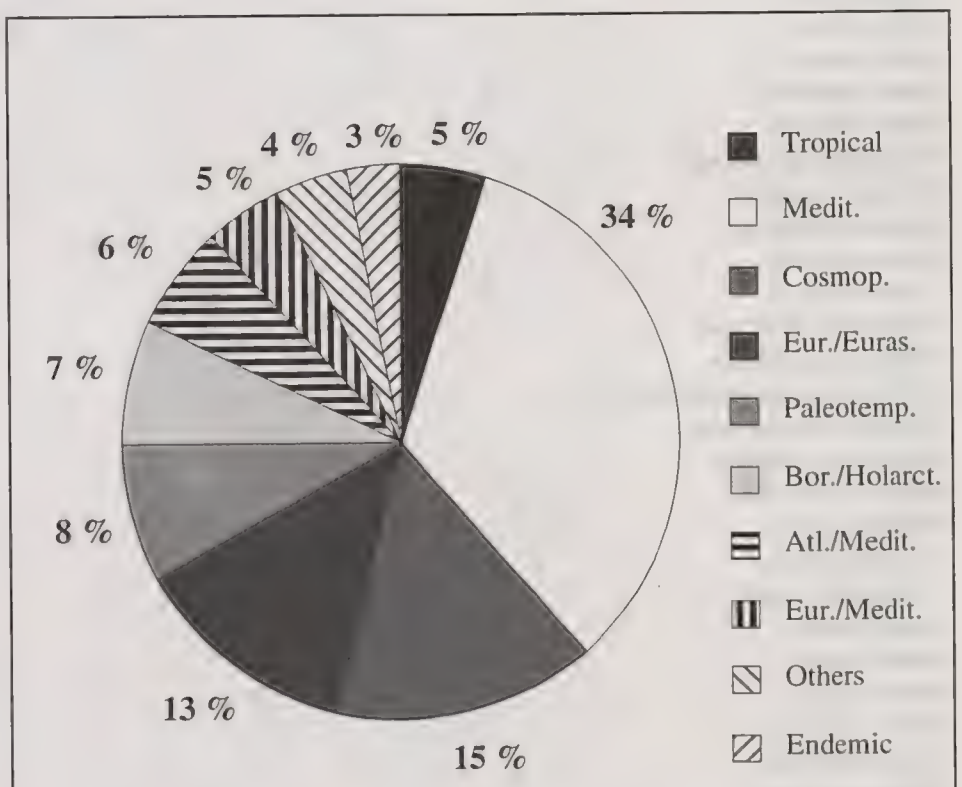


FIG. 3.– The biogeographical origins of the G.S. plant species.
Affinités biogéographiques des espèces végétales du complexe de Guerbès-Senhadja.

Source : MNHN

TABLEAU I.– Distribution of the G.S. flora and fauna. *Distribution de la flore et de la faune.*

Cover scale/*Échelle de recouvrement* : 1 = 0-59%; 2 = 25%; 3 = 26-50%; 4 = 51-75%; 5 = 76-100%; x = presence.

1 = G. Boumaïza; 2 = G. Aïn-Magroun; 3 = G. Hadj Tahar; 4 = G. Sidi Lakhdar; 5 = N. Demnat Ataoua; 6 = G. Dissia; 7 = N. Khellalba; 8 = Lac Sidi Freitis; 9 = G. Chichaya; 10 = G. Sidi Makhlouf; 11 = Oued Maboun; 12 = G. La Masardelle; 13 = G. B. Cantonnier; 14 = G. Ettacha; 15 = G. El-Loughat; 16 = G. Bechna; 17 = G. aux Linaires; 18 = G. Bouana; 19 = G. N. Ezzouaoua; 20 = G. Aïn-Nechma; 21 = G. des Oliviers; 22 = Lagune Kbir ; 23 = G. Beni M'Hamed; 24 = G. Haoua; 25 = Oued El-Kébir; 26 = Oued El Aneb; 27 = G. Guelb; 28 = G. Ouaja; 29 = Canal S. Makhlouf; 30 = El Azla; 31 = Emifor.

HYDROPHYTES	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**	**20**	**21**	**22**	**23**	**24**	**25**	**26**	**27**	**28**	**29**	**30**	**31**	**N°**
Callitriche stagnalis	2		3	2	2	3	1	2		3	1		3	1	3				1	1	1			2			2	2	3	2		1
Callitriche truncata								2								3																2
Ceratophyllum demersum	2		2	1					2			3																				3
Ceratophyllum submersum								1																								4
Chara sp.				2	3			3			3						2															5
Lemna gibba			2						2	2																						6
Lemna minor	2		1	2	2					2		2																		2		7
Lythrum hydropiper								3							1	2																8
Myriophyllum alterniflorum						1		3																								9
Myriophyllum spicatum									1																	2						10
Myriophyllum verticillatum													2																			11
Nitella sp.					2	3		3																	3							12
Nymphaea alba			3					2		2		2						4							3			1				13
Peplis nummulariaefolia	1																															14
Polygonum senegalense									2																							15
Potamogeton crispus				1																												16
Potamogeton lucens			3					1	4																							17
Potamogeton nodosus	2							2					2												2	3						18
Potamogeton pectinatus	1																															19
Potamogeton trichoïdes			1		1																			2				2				20
Ranunculus baudotii	3	1	2			2		3		2	1	4	3	2	3	1			2		3				1				3	2		21
Ranunculus hederaceus								1																								22
Ranunculus trichophyllus	2									2																						23
Ricciocarpus natans																					2											24
Salvinia natans			2						3	2																						25
Trapa natans																										1						26
Utricularia vulgaris									1	1																						27
Wolffia arrhiza			1						2	2																						28
AMPHIPHYTES																																
Agrostis semi-verticillata					2	1		1				2			2									1			1					29
Alisma plantago-aquatica	3	2	1	1	2		1		3	1	1		2	2				1	2	1	2			2	2	1	1	1		3		30
Alopecurus bulbosus	2	3	1										1		2				2	2	2						1	1		1		31
Anagallis crassifolia					2			2																								32
Apium crassipes			2				1			2						2		2									2	2				33
Apium nodiflorum			2		1	1	1			3					3						4							1				34
Campanula alata							1																									35
Carex distans								2																								36
Carex divisa	3		2			2					2		2		2			2	3	2				2	1		1	1				37
Carex flacca																					2											38
Carex muricata			2	1	1		1											1														39
Carex olbiensis																					1											40
Chamaemelum praecox	3									1					1				3	3	2		3							1		41
Cladium mariscus					2			2										3														42
Cyperus flavescens								2																								43
Cyperus fuscus			1					1																								44
Cyperus longus	1	2	2	3	2	1	1	1	2	2	2	3	2	2				3		2	1			1	2	2	1	1	2			45
Cyperus michelianus										1																						46
Damasonium alisma	1															2																47
Echinodorus ranunculoïdes	2	1			1	1		1	1							2	1	2									1	1				48
Eleocharis multicaulis								2																								49
Eleocharis palustris	2	1	1		1	2		1			1			2	2					1					1		2	2		1		50
Fuirena pubescens								2																								51
Galium palustre		1	1	2	1		1	2	2	1								2									2	2		1		52
Glyceria fluitans	2	2			1	1		1	1	2			1	1	3			1		3	3						1	1	3	1	1	53
Iris pseudo-acorus			2		2		2	2	3	3								2						2				1		3		54
Isoetes velata																4	3															55
Juncus acutus			2	2	2				2		2		2					1		2		3	3		2	1	3					56
Juncus anceps				1	1			2						2																		57
Juncus bufonius				1	2			3		2			2		1	1		3						1	2		1	1				58
Juncus bulbosus					1			2																								59
Juncus capitatus										1																						60
Juncus conglomeratus				2	1																											61
Juncus effusus					2													2														62
Juncus heterophyllus				1	1	2		2		1																		1				63
Juncus maritimus					2			2			3							2	2			4										64
Juncus pygmaeus					1											2																65
Juncus subnodulosus	1		2		1			1																								66

Source : MNHN

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	N°
Juncus subulatus	3							1	1																							67
Juncus tenageia				1	2	2		2						2				1						1				1				68
Ludwigia palustris			2		2			2		3														1								69
Lycopus europaeus			2	1	2		2		1	1	1							1							1							70
Lythrum junceum	1		2	2	3	1	1	2	1									1			2			1			1	1				71
Nasturtium officinale	1	2			2		2														2							1	1			72
Oenanthe fistulosa	1	1	2	1	2				1	2		2	1	2	2			1	1	2			2									73
Oenanthe globulosa																											1			2		74
Oenanthe silaifolia																											2	2				75
Paspalidium obtusifolium								2																								76
Phragmites australis			3		2			1	2	2								3				4						1				77
Polygonum amphibium																				2												78
Polygonum hydropiper										2																						79
Polygonum lapathifolium		1		2	1		1		1	1														1		1						80
Ranunculus flammula								2										2														81
Ranunculus ophioglossifolius		1	1		1			1		1						1					3			2			1	1				82
Ranunculus sceleratus			1		2		1			1																						83
Rhynchospora glauca								2																								84
Rorripa amphibia									3	3	2										3						2	1	2			85
Rumex algeriensis		1																										1				86
Rumex conglomeratus	2	3	1	1	2		2	1	1	2	1		1	1	2			2		2	2				1	1	1	1		1		87
Rumex palustris																		1														88
Schoenus nigricans								2																							2	89
Scirpus cernuus				2	2	2		3		1														2			1	1				90
Scirpus lacustris	1	3	3			2			3	4		2	1	3	2			4		3				2			3	3	2			91
Scirpus maritimus	3	3	2		2				2		2			3						2				2			1			3		92
Scrofularia aquatica				1			1																									93
Sparganium erectum		2	2		2				4	2	1			2										3	2							94
Succisa pratensis								2																								95
Typha angustifolia	2	1	2	1	2				2	2								2								1		1				96
Veronica anagallis-aquatica	1				2		1			1	1														1			1				97
HYGROPHYTES																																
Grove, Alder carr, riverine forest																																
Allium triquetrum				2						1										1												98
Alnus glutinosa			2	1	5		5	1	3	3								1						3	2							99
Arum italicum							1			2	1							1							1							100
Athyrium filix-femina					3		2			3																						101
Bryone dioïca											1														1							102
Carex acutiformis					1			1																								103
Carex paniculata					3																											104
Carex pendula					1					2																						105
Carex pseudo-cyperus					2																											106
Carex remota					2		2		3	4								2						2								107
Circaea lutetiana					2		4			2																						108
Crataegus oxyacantha			2				2				1								2						1							109
Dorycnium rectum					1		2																									110
Dryopteris gongyloides					2				3	2								1														111
Equisetum ramosissimum			1				3																									112
Ficus carica					2		2			2														2								113
Fraxinus angustifolia			1	2	2			1	1	1	2						17	3					3		3	2						114
Hedera helix				2	2		2		2	3																						115
Hypericum afrum				1																												116
Lotus pedunculatus		1					1																									117
Olea europaea		2	1							2	2							2							2	2							118
Osmunda regalis		2		3		2	2	2		3								2														119
Pistacia lentiscus			1							1								2	4	1					2	1						120
Populus alba		2	1						1	1										1					3					1		121
Rubia peregrina				2		1				1																						122
Rubus ulmifolius		2	3	3		2	3	3	3	3								3						3	3	2						123
Salix alba									1																2			2				124
Salix cinerea							1																			2							125
Salix·pedicellata			3	3	1	1	1	2	3	2								1							2							126
Salix triandra	1	2	2						1	2	1															2							127
Smilax aspera			2		1	2	1	2										1	1														128
Solanum dulcamara	1	1	1		1				1																1							129
Tamarix gallica									2																							130
Tamus communis			1		1					1	1														1							131
Thelypteris palustris			2																													132
Ulmus campestris	2										3							2														133
Urtica dioïca					1																											134
Vitis vinifera		2	2		2																											135
Waterlogged meadow > 6 months																																
Agrostis stolonifera					1				2							1												1				136

Source : MNHN

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	N°
Alternanthera sessilis			2					2		2																						137
Amaranthus lividus								1																								138
Anthoxanthum odoratum				3				2		2				1				1														139
Arthrocnemum glaucum																							4									140
Atriplex halimus																							2									141
Bellis annua	2			2				1		1	1	1			2								2	1								142
Bellis repens								2		1			1		2				1								1	1		1		143
Brachypodium sylvaticum										1																						144
Briza minor								2		2								2														145
Cardamine parviflora																												1				146
Carex punctata				1	1			2		1																		1				147
Carex vulpina			2	1																											2	148
Centaurium spicatum	1			1				1	1		1			1									2	2								149
Cerastium pentandrum	1			2	1					1		1											2									150
Chenopodium album									1	1																						151
Chenopodium ambrosioïdes			1																													152
Chrysanthemum clausonis								2																								153
Cotula coronopifolia	2		1	1	1	2	1	2	2				2		2									2		1	2	2				154
Crypsis alopecuroïdes			3																					3								155
Cuscuta epithymum																			2													156
Cynodon dactylon	1		2																													157
Cynosurus polybracteatus				2	1					1				3				2						1		1						158
Dactylorrhiza elata								2																								159
Daucus carota ssp maximus	1		2				2	1			1			1				2							2	1						160
Digitaria sanguinalis			2				1	2																								161
Dipsacus fullonum				1																												162
Dittrichia viscosa	1			2				2	1		2															2	2					163
Echinochloa crus-galli			1																													164
Epilobium hirsutum							1	1																								165
Eryngium barrelieri	3	1			1									2		1										1						166
Festuca elatior	1		1					3						2						1												167
Gaudinia fragilis				1										1																		168
Geranium dissectum					1																											169
Holcus lanatus		2		2	1		1	1	1	2								2														170
Hypericum afrum				2	2			2	1									1														171
Illecebrum verticillatum								2																								172
Isoetes histrix				2																												173
Laurentia bicolor					1																											174
Leersia hexandra			1			2		3																								175
Legousia falcata					1																											176
Lepidium glastifolium													1																			177
Lippia nodiflora			2																													178
Lolium rigidum																								2								179
Lotus hispidus		1		1				2	2	1								1														180
Lythrum hyssopifolia							1				1							2		2					1							181
Lythrum salicaria			1	1	1			2	1		1							1							1	1		1				182
Lythrum tribracteatum	1	1			1																			1								183
Medicago intertexta	1			2											3				2	2			3				1					184
Medicago littoralis	2	2		2						1																	1				1	185
Melilotus infestus	2																1			1							1	1				186
Mentha pulegium	3	2	1	2	1	2			2	1				2		1		2	1	1						2	2	2		1		187
Mentha suaveolens	1		1	3	1		3			1		2						2			1					3						188
Myosotis laxa	1									2					1																	189
Narcissus tazetta				2									1																			190
Nerium oleander																	3						2			3						191
Panicum repens	3			3	2	3		2	2	2	2					2		2						2	1							192
Paspalum distichum			2	4	3		2	3	3	2	3	3		1				3				4			1	3						193
Phalaris caerulescens		1																														194
Plantago coronopus			2	2											3									1								195
Plantago lagopus	2			1							1			1																		196
Plantago major																										1						197
Poa annua	3	2		2	1					1	1	2	1		2						2		3		1		1	1		1		198
Poa trivialis	1		1	1							1									2					2					1	2	199
Polycarpon tetraphyllum															1																	200
Polygonum salicifolium			2	1	2			2	2	1								2										1				201
Polypogon monspeliensis	2			2	1		1			1				2				1														202
Portulaca oleracea			1																													203
Potentilla reptans			2					2		2								2										1				204
Ranunculus ficaria			1																													205
Ranunculus macrophyllus	2	3	2	1				2		1	1							1	1		1		3		1		1	1		1		206
Ranunculus muricatus												1								2			2	1						1		207
Ranunculus sardous	3		1	2			1	2		1	1		1		3	1				4	1				1	1	1	1		1		208
Rumex pulcher			1												2																	209
Salicornia arabica																						2	3	4								210
Samolus valerandi									1			1										1										211
Scirpus holoschoenus			2									2																				212

Source : MNHN

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	N°
Scorpiurus vermiculatus				1																							1					213
Senecio jacobaea			1					2										1														214
Serapias lingua			1					1																								215
Serapias parviflora								1																			1					216
Silene bellidifolia														1																		217
Silene coeli-rosa				2		2	2	3		2								1			2						2	1		1		218
Silene gallica				1											1											1	1	1		1		219
Solanum nigrum							1	1		1																						220
Spergularia diandra									1																							221
Spergularia media	1														1					1				2								222
Spergularia salina																						2	2									223
Stachys officinalis								1																								224
Trifolium filiforme		1						1		2						1								1								225
Trifolium glomeratum																											1	1				226
Trifolium repens	2	1	2	3	2	2	3	2	1	1	2	2			3			2			2		3	2	2		2	2				227
Trifolium resupinatum	2			2		2		3	3	2	2	2		1	2	1		1		2	2			2	2							228
Trifolium squamosum										1										1												229
Triglochin bulbosa																			4	1			2									230
Tristeria flavescens							2	2																		1						231
Urginea maritima		2	3								1														2							232
Verbena officinalis	1				1																											233
Vicia villosa																											1					234
Cork Oak Forest, Maquis																																
Asparagus acutiflorus			1															1														235
Asparagus officinalis								1																								236
Asphodelus aestivus	2		3										2	1	3				3													237
Calystegia sepium							2			2																						238
Ceratonia siliqua								1																								239
Clematis cirrhosa							1																			1						240
Daphne gnidium								1										1														241
Erica scoparia					3	2		4																								242
Galium tricorne																				1												243
Genista tricuspidata					1			1																								244
Myrtus communis								2		1								2	2													245
Phillyrea angustifolia																		1	2													246
Pteris aquilina			2	2	3		2	2		3								2								2						247
Quercus suber				1		1	2	1										2														248
Rhamnus alaternus																										1						249
Rosa sempervirens			1					2										2														250
Scrofularia sambucifolia					1					1																						251
Teline monspessulana								1																								252
Vitex agnus-castus												2										2		2								253
																																254
Wet meadow>3 months																																255
Aegilops triuncialis			2																													256
Ammi visnaga																								1								257
Anagallis arvensis	1	1		1						1	1							1							1		1	1				258
Anthyllis hamosa						2						1																				259
Bellardia trixago				1							1					1									1		2					260
Biscutella didyma						1																										261
Biserrula pelecinus						2				2																						262
Blackstonia perfoliata		1																														263
Bromus sterilis		1								2				1				1														264
Campanula rapunculus				1																												265
Carlina lanata	1														2																	266
Carlina racemosa	1														2											3						267
Centaurea calcitrapa	2						2																									268
Centaurea napifolia				1				1			1							1														269
Centaurium pulchellum		1																														270
Cerinthe major		1		2	1												4															271
Chamaemelum mixta				2	2	1	2	1		4				1		3		3								3						272
Chondrilla juncea			2																													273
Chrysanthemum myconis				2			1									1	17	2								2						274
Cichorium intybus	1													2												2						275
Cirsium scabrum							1					1										1										276
Convolvulus arvensis	1																															277
Cynoglossum cheirifolium	1									1	1														1							278
Dactylis glomerata														1																		279
Echinops spinosus			1																							2						280
Echium plantagineum											1														1							281
Eragrostis atrovirens																		2														282
Erodium aethiopicum				1											2																	283
Eryngium tricuspidatum																										3						284
Euphorbia helioscopia	1	1	2							1	1														1							285
Fedia cornucopiae				1																												286

Source : MNHN

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	N°
Galactites tomentosa	2	2		1							1					1				3			3		2	3						287
Hordeum bulbosum		1																														288
Hordeum maritimum	2																							3								289
Hordeum murinum	3	1																		1						1						290
Hypericum tomentosum	1																															291
Hypochoeris radicata	3			2						2	2				3					2					2							292
Koeleria hispida																								1								293
Koeleria phleoïdes	2																															294
Kundmania sicula			1								1																					295
Lagurus ovatus																		2								1						296
Linaria commutata				1																												297
Linaria pinnifolia								2		2	2							2														298
Linum usitatissimum	1			1							1								1						1							299
Lolium multiflorum	1	1		1			2			2				2												3						300
Lupinus angustifolius						2																										301
Lupinus hirsutus				1																												302
Lupinus luteus						2				2																						303
Ornithopus compressus						2																										304
Ornithopus pinnatus						3		2	2	1																						305
Oryzopsis miliacea				1																												306
Papaver hybridum											1																					307
Papaver rhoeas											1																					308
Phalaris bulbosa	2													1																		309
Picris echioides	1													1																		310
Plantago lanceolata																					1									1		311
Raphanus raphanistrum		1									1														1							312
Rapistrum rugosum		1									1														1							313
Reichardia picroïdes		1																														314
Ridolfia segetum	1																															315
Rumex bucephalophorus				1																												316
Scabiosa atropurpurea				2																												317
Scilla autumnalis	2		1																													318
Scolymus grandiflorus	1																															319
Scolymus hispanicus	2		1								1									1					1	2						320
Sherardia arvensis	2	1		1							2					1									1		1	1				321
Silybum marianum																							1									322
Solanum sodomaeum								1																								323
Sonchus asper		1																								1	1					324
Spiranthes spiralis			1																													325
Stachys marrubifolia															2																	326
Stachys ocymastrum	1	1									1																					327
Stipa barbata						3				2																						328
Torilis arvensis												1														1						329
Trifolium arvense								2																								330
Trifolium lappaceum				1								1																				331
Verbascum sinuatum		1									1														1	2						332
Vicia sativa							1																									333
Zizyphus lotus	1																															334

BIRDS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	N°
Podiceps cristatus			x																													1
Tachybaptus ruficollis			x				x		x		x	x													x		x	x		x		2
Phalacrocorax carbo			X																													3
Bubulcus ibis	x		x	x			x		x		x							x					x				x	x		x	4
Ardea cinerea			x							x					x												x	x				5
Egretta garzetta			x							x		x			x										x							6
Ardeola ralloides										x																						7
Nycticorax nycticorax										x																						8
Plegadis falcinellus			x																													9
Ciconia ciconia	x		x					x	x				x		x	x											x					10
Anas platyrhynchos		x	x																													11
Anas strepera			x																													12
Anas penelope			x																				x									13
Anas crecca			x																													14
Anas acuta			x																				x									15
Anas clypeata			x															x					x									16
Aythya ferina			x							x																						17
Anas nyroca			x							x								x										x				18
Oxyura leucocephala			x																													19
Circus aeruginosus			x		x			x	x	x											x											20
Gallinula chloropus		x	x	x					x	x																						21
Porphyrio porphyrio			x							x																		x				22
Fulica atra		x	x					x	x	x																	x					23
Himantopus himantopus			x																													24
Vanellus vanellus			x																				x									25
Tringa ochropus								x																								26

Source : MNHN

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	N°
Gallinago gallinago			x							x																		x				27
Larus ridibundus																							x									28
Larus cachinnans			x					x															x									29
Chlidonias hybridus			x																													30
Alcedo atthis			x	x																									x			31
Acrocephalus scirpaceus		x																									x	x				32
Cisticola juncidis		x	x					x						x													x			x		33
DRAGONFLIES																																
Sympecma fusca		x					x	x																								34
Lestes barbarus			x							x			x																			35
Lestes virens	x	x	x	x			x	x	x	x			x	x			x															36
Lestes viridis			x				x	x																								37
Platycnemis subdilatata																										x						38
Ischnura graellsii	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x		x	x													x					39
Coenagrion lindenii	x			x				x			x			x																		40
Coenagrion scitulum	x		x	x	x			x		x	x		x	x																		41
Erythromma viridulum				x	x				x	x	x		x	x																		42
Ceragrion tenellum					x																											43
Aeshna mixta	x		x														x															44
Aeshna affinis		x	x	x			x		x	x				x																		45
Anax imperator	x		x	x	x	x		x	x	x			x	x													x					46
Anax parthenope			x	x				x	x																							47
Orthetrum cancellatum	x	x		x		x	x	x			x		x	x																		48
Orthetrum trinacria						x		x																								49
Orthetrum chrysostigma								x		x																						50
Orthetrum anceps			x		x	x	x	x																								51
Acisoma panorpoides			x	x				x	x	x																						52
Diplacodes lefebvrii	x		x	x	x	x	x	x	x	x																						53
Crocothemis erythraea	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x		x																54
Brachythemis leucostica				x				x		x																						55
Sympetrum sanguineum			x	x				x	x	x																						56
Sympetrum meridionale	x		x		x		x	x	x	x			x	x			x															57
Sympetrum striolatum	x		x	x				x		x			x	x			x															58
Trithemis annulata				x		x		x						x																		59
Trithemis arteriosa	x							x						x																		60
WATER BUGS																																
Hydrocyrius columbiae			x																									x				61
Naucoris maculatus			x	x					x																							62
Nepa cinerea													x	x						x												63
Anisops sardea				x				x				x							x													64
Notonecta viridis																x																65
Plea minutissima	x	x	x					x				x	x	x	x					x									x	x		66
Gerris gibbifer	x													x					x													67
Hydrometra stagnorum																			x													68
WATER BEETLES																																
Hydrous piceus			x																													69
Cybister lateralimarginalis			x														x															70
Cybister tripunctatus													x	x																		71
Cybister senegalensis			x							x										x												72
ROTIFERS																																
Brachionus bidendatus														x																		73
Brachionus quadridentatus	x			x										x																		74
Collotheca ornata f. cornuta					x																											75
Dicranophorus sp.				x																												76
Euchlanis dilatata										x																						77
Euchlanis triquetra								x																								78
Euchlanis sp.	x																															79
Keratella sp.													x	x																		80
Lecane bulla	x			x					x	x																						81
Lecane closterocerca				x																												82
Lecane hamata				x				x	x																							83
Lecane luna					x								x																			84
Lecane lunaris								x																								85
Lecane quadridentatus				x	x					x																						86
Monommata sp.								x																								87
Mytilina acantophora										x																						88
Mytilina mucronata									x																							89
Plationus patulus				x																												90
Testudinella patina					x				x																							91
Trichocerca sp.		x											x																			92

Source : MNHN

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	N°
COPEPODS																																
Althyella trispinosa													x																			93
Copidodiaptomus numidicus	x			x	x			x		x			x	x																		94
Macrocyclops albidus				x				x	x	x																						95
Eucyclops serrulatus				x						x			x																			96
Tropocyclops prasinus													x																			97
Megacyclops viridis								x	x	x			x																			98
CLADOCERS																																
Ceriodaphnia cornuta													x																			99
Ceriodaphnia reticulata				x																												100
Ceriodaphnia rotunda			x																												x	101
Scapholeberis kingi				x						x					x	x					x										x	102
Simocephalus exspinosus										x																						103
Simocephalus vetulus	x	x	x	x	x			x		x		x	x		x					x	x										x	104
Daphnia chevreuxi								x		x				x																		105
Moina micrura														x																		106
Pleuroxus aduncus				x	x			x	x	x																						107
Pleuroxus laevis														x																		108
Alonella excisa				x				x		x																						109
Dunhevedia crassa													x																			110
Chydorus sphaericus				x				x		x			x																			111
Acroperus harpae								x		x																						112
Camptocercus uncinatus	x		x	x																												113
Alona rectangula				x				x	x					x																		114
Alona guttata					x			x																								115
Alona affinis								x		x																						116
Alona cf. cambouei								x																								117
Alona ? nov. sp.								x																								118
Oxyurella tenuicaudis														x																		119
Tetrocephala ambigua										x																						120
OSTRACODS																																
Candonopsis cf. kingsley							x																									121
Cypria ophtalmica							x																									122
Cypris bispinosa		x	x	x			x					x			x						x									x	123
DECAPODS																																
Atyaephyra desmaresti					x															x											124
PHYLLOPODS																																
Chirocephalus diaphanus																					x								x			125
Lepidurus apus lubbocki																					x											126
FISH																																
Gambusia affinis	x	x	x			x		x	x	x	x		x	x		x	x	x			x								x			127
Phoxinellus punicus	x	x		x				x												x										x		128
NEWTS																																
Pleurodeles poireti	x	x										x								x	x											129
FROGS																																
Rana ridibunda		x	x					x		x		x		x						x	x											130
Hyla arborea										x																						131
TURTLES																																
Emys orbicularis		x		x									x	x						x												132
Mauremys leprosa																					x											133
SNAKES																																
Natrix natrix																x																134
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	

Source : MNHN

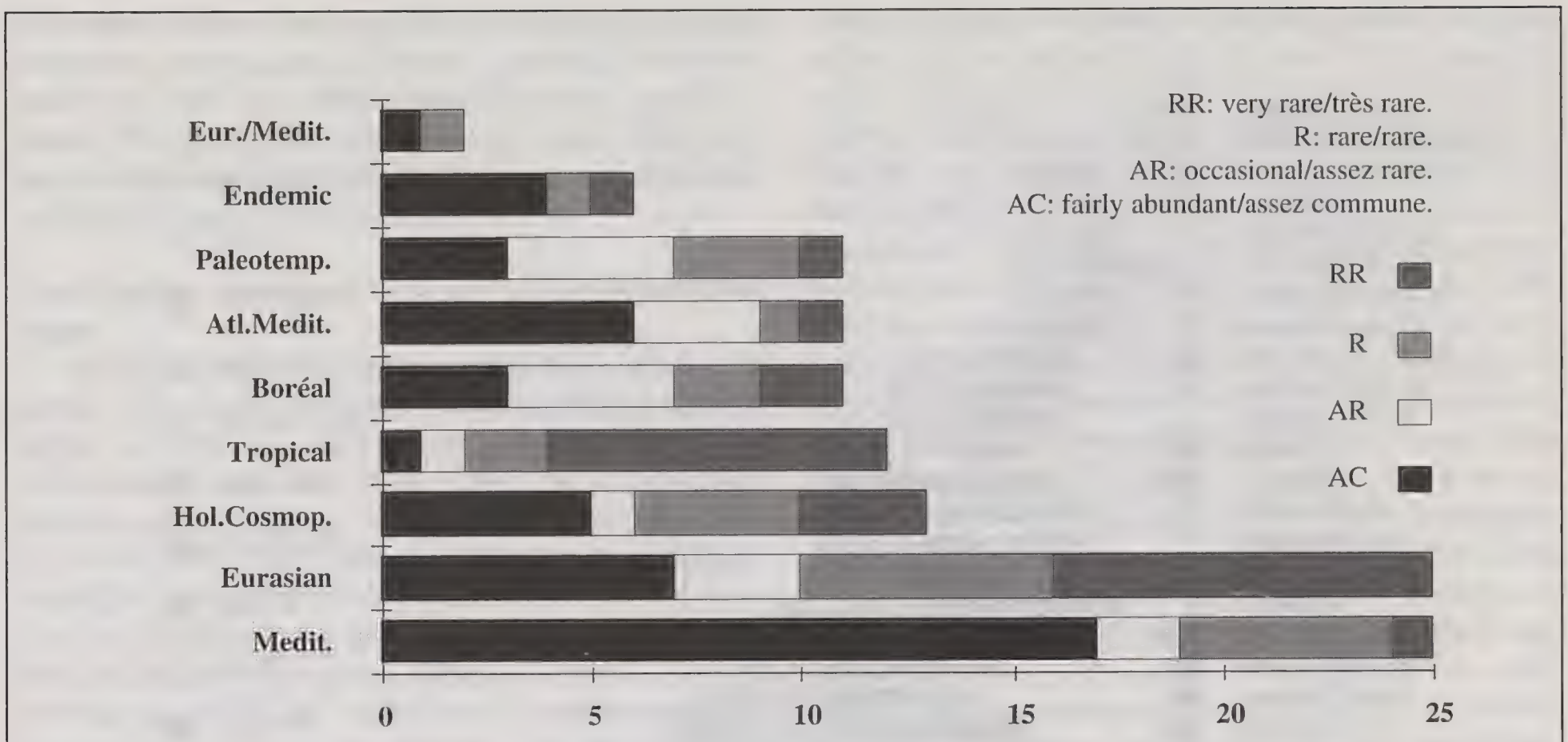


FIG. 4. – Rarity status of the G.S. plant species.
Statut de rareté des espèces végétales du complexe de Guerbès-Senhadja.

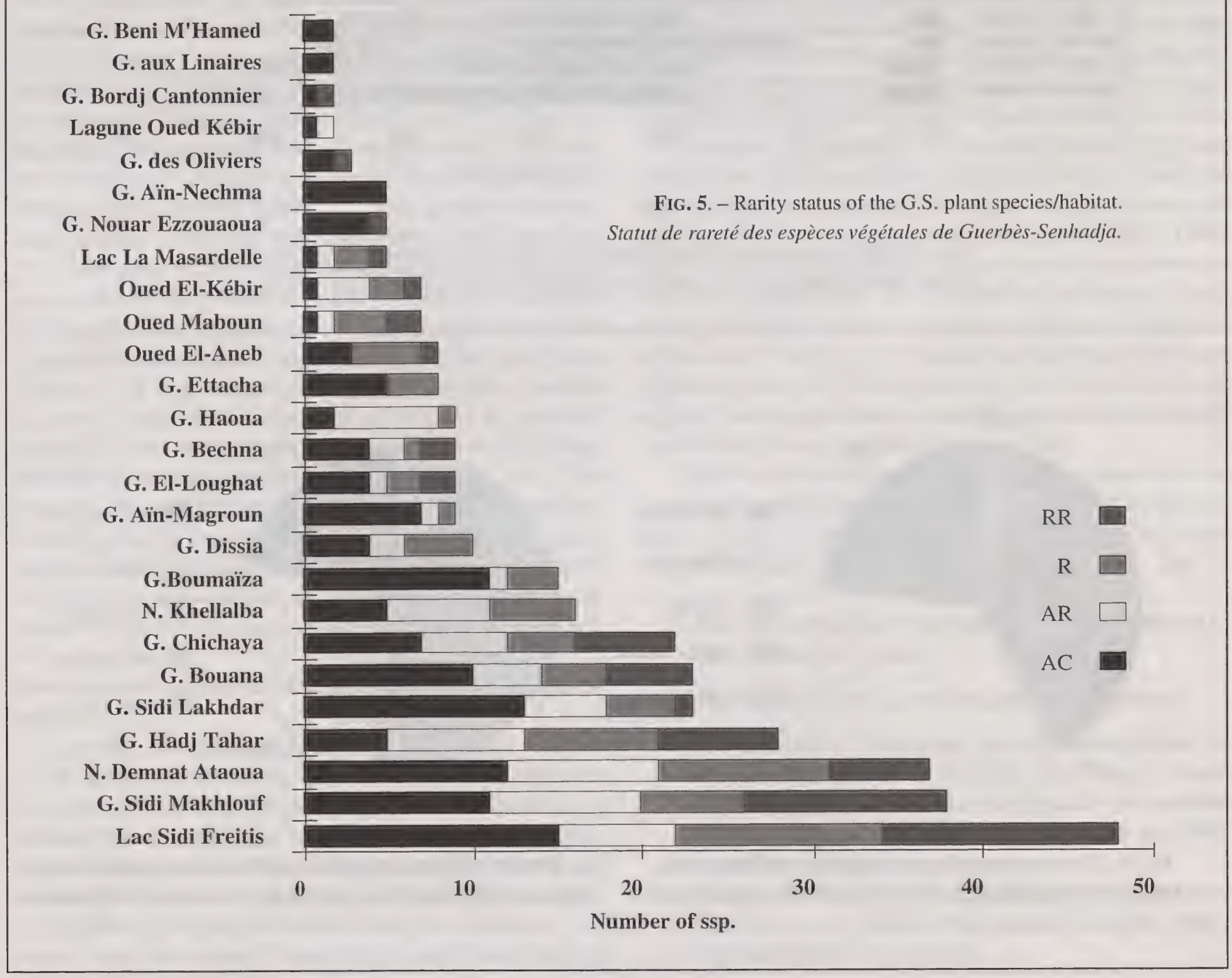


FIG. 5. – Rarity status of the G.S. plant species/habitat.
Statut de rareté des espèces végétales de Guerbès-Senhadja.

Source : MNHN

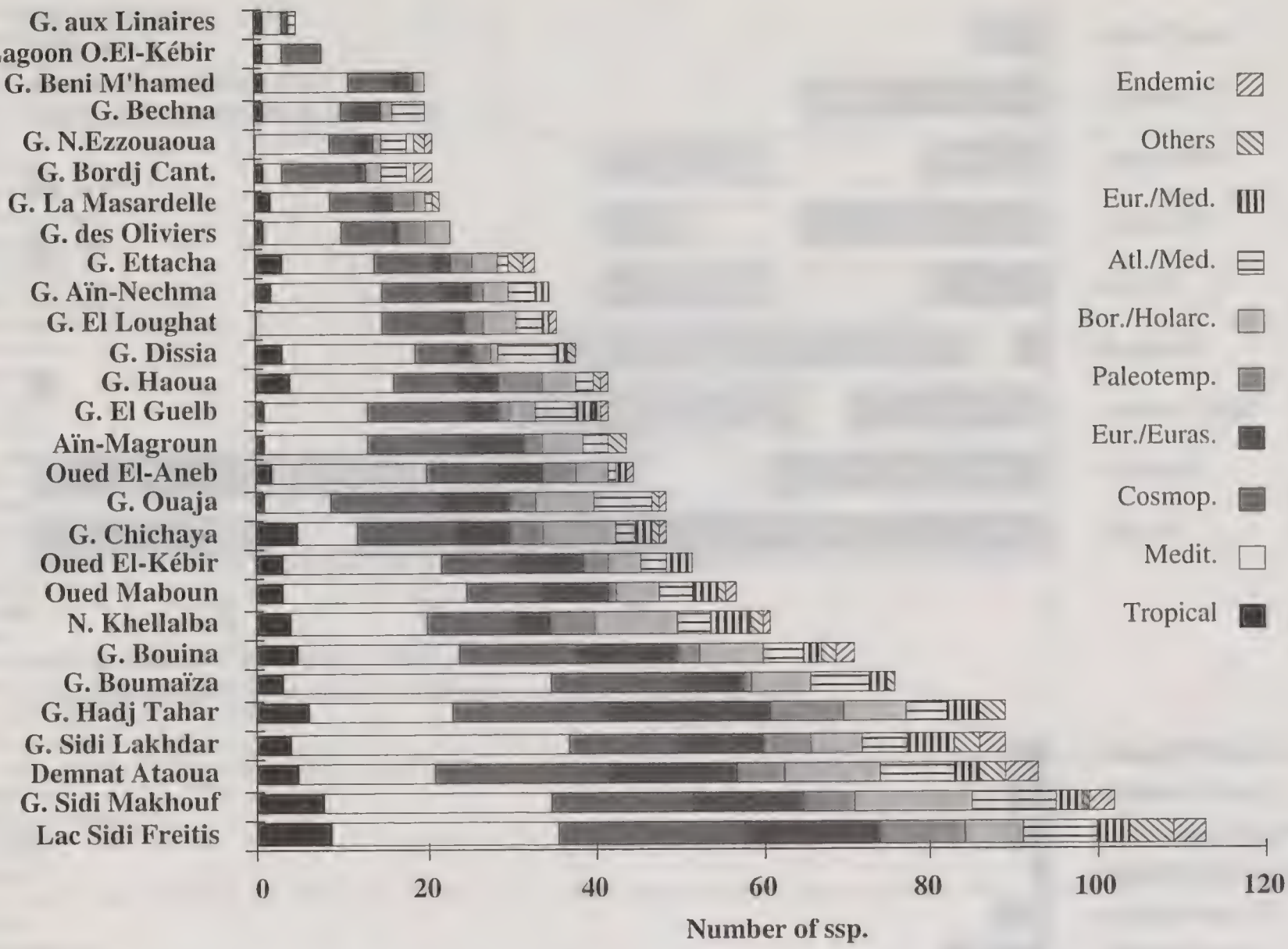


FIG. 6.– The biogeographical origins of the G.S. plant species/habitat (28/31 sites).
Affinités biogéographiques des espèces végétales de Guerbès-Senhadja (28/31 sites).

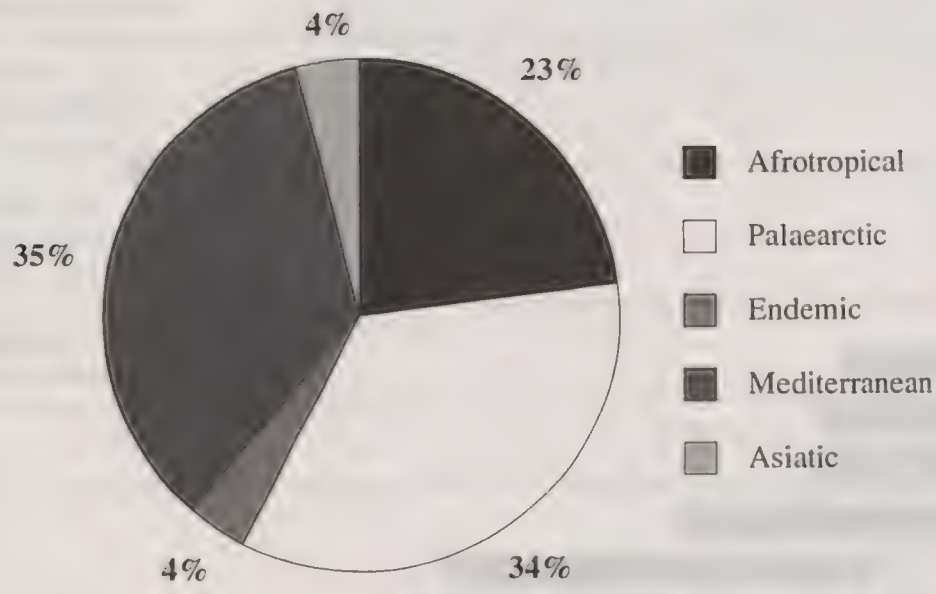


FIG. 7.– The biogeographical origins of the G. S. dragonflies.
Affinités biogéographiques des Libellules de Guerbès-Senhadja.

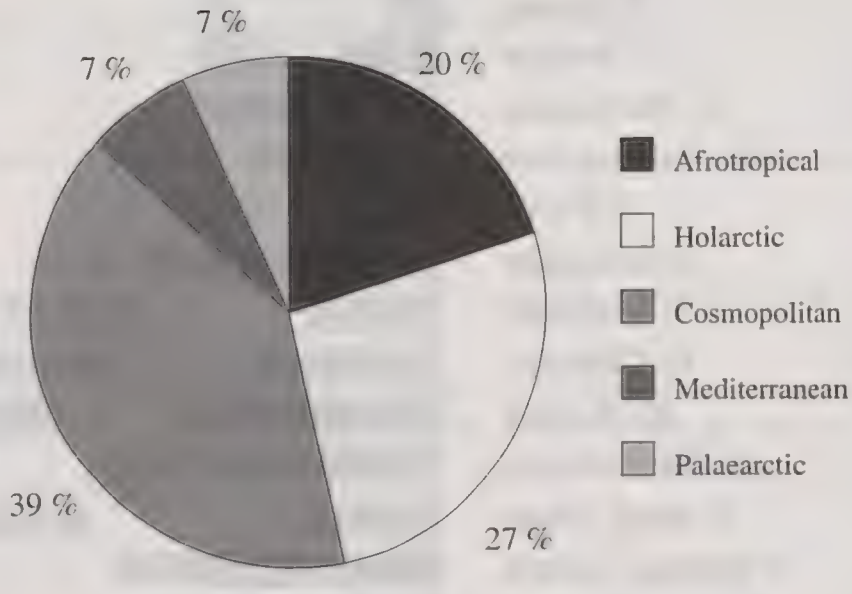


FIG. 8.– The biogeographical origins of the G. S. Cladocers.
Affinités biogéographiques des Cladocères de Guerbès-Senhadja.

Source : MNHN

tains, hills, depressions and alluvial plains), geological complexity (stratigraphical diversity), pedological diversity (sand, clay, mud, peat, schist) and hydrological complexity (oueds, rills, springs and ground water) coupled with major past climatic variations which resulted in significant movements and changes of the fauna and the flora.

The diversity of the local flora and its biogeographical origin

In the wetlands and their surroundings alone, 334 species (TAB. I) were recorded. Fifty-two of these are very rare or rare (FIG. 4 & 5). The typical wetland species are represented by 234 taxa (TAB. I, FIG. 5). According to several authors (QUEZEL & SANTA, 1962-63, POTTIER-ALAPETITE, 1979-1981, OZENDA, 1982), the biogeographical origin of the plant species found within the G-S complex may be distributed among ten classes. The species richness per area of Algeria, Sahara excluded, is around 1800 species/10,000 km^2, while the G.S. species richness is represented by 334 species/200 km^2. The Mediterranean species represent 34% of the observed species and the largest fraction (FIG. 6). Indeed, the Mediterranean sea has remained for a long time the only bridge (COX & MOORE, 1991) between Europe and Africa (as supported by the fractions of Atlasso-Mediterranean and Euro-Mediterranean species, respectively 6% and 5%. The cosmopolitan species have a reduced proportion of 15%, many of which are nitrophilic species, which grow with widespread cultivated species. A third group of species, which is more confined (Euro-Mediterranean), represents 5% of the total. Two fractions (Boreal and Paleotemperate), with respectively 7% and 8%, are remnants of a northern invasion; a large fraction (13%) results from an eastern immigration (Eurasian), while a reduced but significant fraction (5%) stems from a southern Afrotropical expansion (QUEZEL, 1978; 1993). Rate of speciation is poor and indeed the relative insularity of Algeria between the Sahara and the Mediterranean is recent on a geological scale. This explains the small number (3%) of endemic Numidian (Eastern Algeria and Western Tunisia) species. In contrast, the increasing fragmentation and degradation of the North African wetlands will lead, probably, to an effective isolation of the high biodiversity area of the Numidian wetlands.

The diversity of the local fauna and its biogeographical origin

Overall, the biodiversity of the G.S. wetland complex (134 species linked to aquatic habitats) compares favourably with that of El Kala's (TAB. I), taking into account the fact that the former has not yet been thoroughly investigated. The avifauna is rich and includes breeding rare species (*Anas nyroca*, *Oxyura leucocephala* & *Porphyrio porphyrio)* whose habitats, elsewhere, are scarce and threatened. Some of the waterfowl lacking (Waders, mainly) from the list will probably be found wintering within or passing through the area. The wetlands are clearly an important area for wintering birds, offering a variety of aquatic habitats. This study has revealed (FIG. 7) that the G.S. wetland complex is another "pocket" that hosts a relict Afrotropical dragonfly fauna, as is shown by the presence of *Orthetrum trinacria*, *O. chrysostigma*, *Acisoma panorpoides ascalaphoides*, *Diplacodes lefebvrei*, *Brachythemis leucostica*, *Trithemis annulata* and *T. arteriosa*. Only the rare (a single colony is actually known in North Africa) *Urothemis edwardsi* is missing from the extant Afrotropical libellulids known to occur now within the El Kala region (SAMRAOUI *et al*, 1993). The absence of some other dragonflies (*Calopteryx haemorrhoidalis*, Gomphids, *Boyeria irene*) is linked to the fact that no fast stream within the area has been investigated. In contrast to what has been found with terrestrial invertebrates (SAMRAOUI, in prep.), the discovery of the relict *Hydrocyrius columbiae, Anisops sardea* and several Afrotropical *Cybister* confirms the biogeographical similarity between the two major Algerian wetland complexes, and suggests that their relict faunas probably formed during the same pluvial phase. It is interesting to note that *Notonecta viridis*, found in G. Ain Nechma, is locally rare within the El Kala region, where *N. glauca* and *N. obliqua* are much more abundant. The two latter species, as well as *N. maculata,* will probably be found within the G-S wetlands. The biogeographical pattern of the zooplankton (SAMRAOUI *et al.*, in prep.) is obscured by the fact that several 'species' are in fact species complexes (FREY, 1982) but it reliably indicates that the Afrotropical element is well represented (FIG. 8). One striking discovery is the widespread distribution of the Mosquitofish *Gambusia affinis* and the rarity of several native fish, especially *Aphanius fasciatus*, absent from the complex. Among the reptiles and amphibians, a careful search will probably yield *Natrix maura* and *Bufo mauretanica.*

Part II will be devoted to data analysis and to a discussion dealing with the patterns of spatial and temporal variation of the ecological diversity. Various factors govern this pattern within the wetland complex:

1) The annual rainfall, which determines the duration of the recurrent dry phase.

2) The human impact (pumping, grazing, pollution).

3) The presence of exogenous species: among these, the introduced fish *Gambusia affinis*, has a major impact on the communities of the local ponds and marshes (HURLBERT *et al.*, 1972; HURLBERT & MULLA, 1981; unpublished data).

Finally, Part II will also deal with conservation measures needed to provide this wetland complex with a legal and efficient protection.

Source : MNHN

REFERENCES

ARRIGNON, J., 1976.– *Aménagement écologique et piscicole des eaux douces.* Ecol. fond. et appl. Gauthier-Villars. 322 p.

BRITTON, R.H. & CRIVELLI, A.J., 1993.– Wetlands of Southern Europe and North Africa: Mediterranean wetlands. *In wetlands of the world. 1: Inventory, ecology and management.* Kluwer Academic Publications, Dordrecht: 129-194.

CARPENTER, S.R. 1987.– *Complex interactions in lake communities.* Springer-Verlag. 283 p.

COX, C.B. & MOORE, P.D., 1985.– *Biogeography. An Ecological and Evolutionary Approach.* Blackwell Scientific Publications. 244 p.

COTE, M., 1974.– *Carte bioclimatique de l'Est algérien* (1/1 000 000). Institut des Sciences de la Terre, Université de Constantine.

DE BELAIR, G. & SAMRAOUI, B., 1994.– Death of a lake: Lake Noir in North-eastern Algeria. *Environmental Conservation*, 21: 169-172.

EMBERGER, L., 1952.– Sur le quotient pluviothermique. *C.R. Acad. Sci.*, 234 : 2508-2510.

FELZINES, J.-C., 1982.– *Étude dynamique, sociologique et écologique de la végétation des étangs du Centre-Est de la France.* Thèse Univ. Lille. 498 p + ann.

FREY, D.G., 1982.– Questions concerning cosmopolitanism in Cladocera. *Archiv. Für Hydrobiologie,* 93 : 484-502.

FRONTIER, S., 1983.– *Stratégies d'échantillonnage en écologie.* Masson, P.U.L. 494 p.

GAUTHIER-LIEVRE, L., 1931.– Recherches sur la flore des eaux continentales de l'Afrique du Nord. Mémoire hors-série. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord,* Alger : 299 p.

HURLBERT, S.H. & M.S. MULLA, 1981.– Impacts of mosquitofish (*Gambusia affinis*) predation on planktonic communities. *Hydrobiologia,* 83: 125-151.

HURLBERT, S.H., ZEDLER, J. &. FAIRBANKS, D., 1972.– Ecosystem alteration by mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Science,* 175: 639-641.

KHAMMAR, C., 1981.– *Contribution à l'étude hydrogéologique de la vallée de l'Oued Kébir Ouest. (Wilaya de Skikda, Algérie).* Thèse de Doctorat. Université de Grenoble.

MAIRE, R., 1952-1987–. *Flore de l'Afrique du Nord.* Ed. Lechevalier, Paris. Vol. I-XVI, 5559 p.

MAJOUR, H. & OUELAA, K., 1990.– *Approche des transmissivités dans la vallée du Kébir-ouest.* Ingéniorat État Géologie, Université d'Annaba : 103 p., 32 fig., 10 tables.

MARRE, A., 1992.– *Le Tell oriental algérien de Collo à la frontière tunisienne. Étude géomorphologique.* O.P.U., Alger: 624 p., 153 p.

MENAI, R., 1993.– *Contribution à la mise à jour de l'odonatofaune algérienne.* Thèse de magister, Université d'Annaba : 148 p.

OZENDA, P., 1982.– *Les végétaux dans la Biosphère.* Doin éd. Paris. 431 p.

POTTIER-ALAPETITE, G., 1979-81.– *Flore de la Tunisie.* Pub. Scient. Tun. Tomes 1 & 2, 1190 p.

QUEZEL, P., 1978.– Analysis of the flora of Mediterranean and Saharan Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden,* 65 : 479-534.

QUEZEL, P., 1993.– Variations climatiques au Sahara et en Afrique sèche depuis le Pliocène: enseignements de la flore et de la végétation actuelles. *Bull. Ecol.,* 24 : 191-202.

QUEZEL, P. & SANTA, S., 1962-1963.– *Nouvelle Flore de l'Algérie.* Ed. C.N.R.S. Paris, Tomes I & II : 1170 p.

SAMRAOUI, B. (*in prep.*).– *Butterflies of N.E. Algeria. Part I: status and seasonal patterns of adult Rhopalocera.*

SAMRAOUI, B., DE BELAIR, G. & BENYACOUB S., 1992.– A much-threatened lake: Lac des Oiseaux in Northeastern Algeria. *Environmental Conservation,* 19: 264-267 + 276.

SAMRAOUI, B., BENYACOUB, S., MECIBAH, S. & DUMONT, H.J., 1993.– Afrotropical libellulids (Insecta: Odonata) in the lake district of El Kala, Northeast Algeria, with a rediscovery of *Urothemis edwardsi* (Selys) and *Acisoma panorpoides ascalaphoides* (Rambur). *Odonatologica,* 22: 365-372.

SAMRAOUI, B., SEGERS, H., MAAS, S. & DUMONT, H.J. (*in prep.*) Rotifera, Copepoda, Cladocera and Ostracoda of N.E. Algeria: A preliminary account.

SELTZER, P., 1946.– *Le climat de l'Algérie.* Imp. La Typo-Litho et J. Carbonel, Alger: 219 p.

SOUTHWOOD, T.R.E., 1978.– *Ecological Methods.* Chapman and Hall. 524 p.

THOMAS, J.P., 1975.– *Écologie et dynamisme de la végétation des dunes littorales et des terrasses sableuses quaternaires de Jijel à El Kala (Est algérien).* Thèse de spécialité en écologie, U.S.T.L., Montpellier I: 113 p.

WILLIAMS, D.D. (1987).– *The ecology of temporary waters.* Croom Helm Ltd. Kent. 204 p.

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

Les zones humides de Guerbes-Senhadja forment un ensemble original et très peu connu en raison d'un enclavement, au Nord-Est de l'Algérie. La géomorphologie de la région (des lignes de collines à l'ouest et au sud-ouest comme au nord-est, une plaine basse au sud et au sud-est, un important massif dunaire au centre, obstacle à l'écoulement des eaux, est favorable à la création de nombreux sites humides: lacs, étangs, marais, aulnaies, lagunes. Nous en avons inventorié 31. Suivant les sites, la pression d'échantillonnage (systématique ou stratifié, a varié. 334 espèces végétales et 134 espèces animales ont pu être dénombrées à ce jour. Cette description jamais effectuée de manière systématique annonce une seconde partie. Celle-ci abordera l'analyse, une typologie des sites, leur évolution, les menaces pesant sur eux et des propositions de gestion pour un développement durable.

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (3) 1997 : 251-264

DYNAMIQUE DES APPORTS DE LITIÈRE VÉGÉTALE ET DE LA FAUNE INVERTÉBRÉE DANS UNE RIVIÈRE MÉDITERRANÉENNE TEMPORAIRE : L'OUED CHERRAA, AU MAROC

Abdellatif MAAMRI [1], Hassan CHERGUI [2] et Eric PATTEE [3]

[1] *Hydrobiologie et Écologie Générale, Faculté des Sciences, Université Mohamed I^er^, Oujda, Maroc.*
[2] *Hydrobiologie et Écologie Générale, Faculté des Sciences Dhar el Mehraz, B.P. 1796, Fès-Atlas, Maroc.*
[3] *ESA CNRS 5023 Écologie des Eaux Douces, Université Claude Bernard Lyon-I, F-69622 Villeurbanne Cedex, France.*
(pattee@biomserv.univ-lyon1.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

THE DYNAMICS OF LITTER INPUT AND INVERTEBRATE FAUNA ALONG THE OUED CHERRAA (MOROCCO), A TEMPORARY MEDITERRANEAN RIVER

The Oued Cherraa is the temporary downstream course of the Oued Zegzel, a small permanent river previously investigated by the same authors. Input of allochthonous and autochthonous litter was estimated from October 1994 to September 1995 in a permanent pool and in two stations of the temporary part of the river. Macrophyte litter dominated in the pool, partly processed debris dominated in the upstream temporary station, and leaf litter dominated in the downstream temporary station, where terrestrial vegetation grew in the river bed itself.

As soon as it began flowing again, the water carried much suspended fine inorganic and organic matter. The concentration of suspended matter decreased as the river flow subsided, while the concentration of dissolved organic matter increased.

The terrestrial fauna of the litter was rare and, according to its composition, its efficiency in leaf breakdown during the dry period was presumably low. The abundance and succession (from shredders to collectors) of the aquatic fauna was linked with litter production and breakdown in the pool. The same trends occurred in the temporary river but succession only began with the restoration of the water flow.

The River Continuum Concept that prevailed from the source of the river was interrupted by the input of coarse terrestrial litter from the vegetation that grew in the bed of the downstream station.

KEY WORDS : Temporary river - Leaf litter - Suspended fine organic matter - Dissolved organic matter - Terrestrial fauna - Aquatic fauna - River Continuum Concept .

RÉSUMÉ
(travail original)

L'Oued Cherraa est le cours inférieur de l'Oued Zegzel, petite rivière permanente précédemment étudiée par les mêmes auteurs. Le Cherraa est approvisionné en matière organique à partir des trois sources suivantes : végétation terrestre, production autochtone des points d'eau permanents ou semi-permanents du lit, déjections du nombreux bétail qui parcourt son lit à sec en quête de ces points d'eau. Les apports au Cherraa de diverses catégories de litière végétale allochtone et autochtone ont été estimés entre octobre 1994 et septembre 1995 dans un trou d'eau permanent et dans deux stations temporaires seulement submergées depuis fin février, la première jusqu'à septembre et la seconde jusqu'à juillet 1995. La litière était dominée par les macrophytes dans le trou d'eau, par les débris partiellement décomposés dans la station temporaire amont pauvre en végétation aquatique et terrestre, et par les feuilles de végétaux caduques et persistants dans la station temporaire aval où la végétation terrestre était installée dans le lit-même de la rivière.

Dès son retour, l'eau véhicule des quantités importantes de matières fines minérales et organiques en suspension, dont la concentration diminue à mesure que diminue le débit de la rivière et qu'augmente la concentration de matières organiques dissoutes.

La faune terrestre de la litière s'avère rare et, par sa composition, apparemment assez peu efficace dans la décomposition pendant la période sèche. Si la faune aquatique du trou d'eau semble effectivement liée à l'apport et à la dégradation des végétaux autochtones et allochtones, celle des milieux temporaires est d'abord gouvernée par le retour de l'eau qui fixe le départ de son évolution. Dans les trois stations, cette évolution procède des dilacérateurs vers les consommateurs de fines particules, l'ensemble étant exploité par des prédateurs.

Par ses apports de matières organiques grossières, la végétation terrestre qui occupe le lit dans la station aval interrompt le gradient classique du RCC qui prévalait depuis la source.

MOTS CLÉS : Cours d'eau temporaire - Feuilles - Matière organique fine en suspension - Matière organique dissoute - Faune terrestre - Faune aquatique - River Continuum Concept .

* Manuscrit reçu le 4 janvier 1997 ; version révisée acceptée pour publication le 12 juin 1997.

Source : MNHN

INTRODUCTION

La litière végétale au niveau du sol est de nature très variée, allant des simples débris aux formes les plus complexes comme des feuilles ou des fragments ligneux. Elle fournit régulièrement un stock de matière dont s'alimentent l'écosystème terrestre et l'écosystème aquatique s'il lui est adjacent. Cependant, ces apports d'énergie ne sont vraiment incorporés dans les chaînes trophiques qu'après certaines transformations de la litière sous l'influence des microorganismes, transformations qualifiées de conditionnement.

Actuellement, il est clair que le fonctionnement écologique des ruisseaux forestiers et montagnards est largement tributaire des retombées de litière (FISHER & LIKENS 1973, BIRD & KAUSHIK 1981). Selon la théorie du River Continuum Concept établie par VANNOTE *et al.* (1980), la contribution des apports terrestres dans le bilan énergétique d'une rivière est très importante en amont, puis diminue vers l'aval au profit d'une production primaire autochtone accrue. Nos récents travaux sur l'Oued Zegzel (MAAMRI *et al.* 1994, MAAMRI *et al.* 1995) alimentent cette théorie.

À notre connaissance, aucune tentative d'évaluation de ces apports n'a été faite sur des cours d'eau temporaires. La théorie du RCC reste-t-elle valable dans ce type d'écosystème ?

L'objectif de la présente étude est de décrire (i) la chronologie du dépôt de litière par la ripisylve de l'Oued Cherraa, une rivière temporaire au nord-est du Maroc, (ii) le devenir de cette litière en évaluant la quantité des matières organiques fines et dissoutes véhiculées par l'eau (iii) de comparer cette production avec celle de la partie permanente de la même rivière qu'est l'Oued Zegzel et enfin (iv) d'examiner les relations possibles avec la faune terrestre et aquatique.

SITES D'ÉTUDE

L'étude a été réalisée d'octobre 1994 à septembre 1995 dans trois stations localisées dans l'Oued Cherraa, à proximité des rives (FIG. 2). Elle comprend plusieurs parties, qui sont en voie de publication (MAAMRI *et al.* sous presse). Cet oued ne coule que pendant une partie de l'année. La remise en eau est soit brutale comme lors de cette étude, soit plus progressive, en fonction de la pluviosité.

La première station est un trou d'eau permanent (4 m sur 6 m environ) repris par l'oued lors des périodes de hautes eaux. En 1995 cette station est devenue courante durant deux mois : mars et avril. Ce trou d'eau, situé à environ 1 km de la fin de l'oued Zegzel, est bordé d'une végétation riveraine dense, essentiellement persistante, et envahi de végétation aquatique pendant la plus grande partie de l'année (TAB. I).

Plus en aval, les prélèvements ont été réalisés au niveau de la zone la plus basse du lit temporaire, celle où l'eau séjourne le plus longtemps. L' "amont Cherraa", notre deuxième station, est située à 500 m en aval du trou d'eau. Le lit y est pavé de blocs et de galets et la partie prospectée couvre une bande longitudinale de 2 m de large et 100 m de long en bordure de la rive gauche. Notre dernière station, "aval Cherraa", est large d'environ 3 m et borde la rive droite de l'oued sur 100 m. Le substrat diffère de celui de la station précédente par la présence de sable et de vase, ainsi que de végétation terrestre dominée par *Ricinus communis L.* dans le lit lui-même. Les berges sont couvertes par une végétation très dense (TAB. I).

Pendant toute la période où le lit est à sec, il est parcouru par du bétail à la recherche de l'eau et qui laisse d'abondantes déjections, surtout à la station aval. Des algues et des macrophytes aquatiques prolifèrent dans les quelques points d'eau permanents pendant leur période de stagnation.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

La litière déposée dans chaque station y était récoltée dans 5 quadrats de 0,25 m^2 selon la méthode utilisée par MAAMRI *et al.* (1994) à la fin de chaque mois d'octobre 1994 à septembre 1995, aussi bien pendant les phases sèches que pendant la phase inondée. Après collection, l'emplacement des quadrats était soigneusement débarrassé de toute particule organique grossière afin de permettre l'évaluation du dépôt pendant la période suivante. Le matériel végétal était trié en 5 catégories : feuilles mortes - bois - macrophytes aquatiques ou semi-aquatiques *(Arundo donax, Juncus acutus, Potamogeton trichoides, Chara vulgaris)* - fleurs, fruits et graines - autres débris (matière organique végétale en voie de décomposition : nervures, autres fragments de feuilles non identifiées...). Pour le bois, seules les brindilles et les branchettes dont le diamètre était inférieur à 1 cm ont été prises en compte. Le matériel récolté était converti en poids sec après séchage à 40 °C pendant 48 heures puis pesé à 0,02 mg près. Les équivalents énergétiques ont été calculés en considérant qu'un gramme de matière organique représente 20,8 kJ (POST & CRUZ, 1977).

Afin d'estimer les apports allochtones de manière quantitative, nous avons tenu compte du pourcentage moyen du poids perdu pendant leur séjour dans l'eau. Sachant que les échantillons récoltés peuvent être constitués à la fois d'éléments immergés au début du mois et de ceux apportés à la fin du mois en passant par tous les cas intermédiaires, leur séjour moyen a été estimé à deux semaines. Pour les feuilles dont on connaît la courbe de décomposition (MAAMRI *et al.*, sous presse), le pourcentage perdu pendant un séjour de deux semaines dans l'eau

Source : MNHN

a été calculé pour chacune des deux espèces majeures et ajouté à la quantité échantillonnée : il est de 4 % pour le laurier rose et 6 % pour le saule. Il a été estimé à 5 % pour les autres feuilles. Le pourcentage perdu par les macrophytes a été estimé à 20 % (CHERGUI & PATTEE 1990) alors que pour les autres composantes (bois, fruits, graines, fleurs et autres débris) le poids perdu lors de leur séjour dans l'eau a été négligé. La perte de poids en phase aérienne a aussi été considérée comme négligeable (MAAMRI *et al.* sous presse).

La signification statistique des variations mensuelles a été évaluée par analyse de variance des quantités de litière échantillonnées dans chaque station.

À la fin de chaque mois des prélèvements d'eau ont aussi été effectués. Ces prélèvements étaient destinés aux analyses suivantes :

• Les matières fines en suspension (MFS) et les matières organiques fines en suspension (MOFS) ont été évaluées dans 250 ml d'eau prélevée sur le terrain, tamisée à 1 mm puis filtrée sur une membrane en fibre de verre (type GF/F WHATMANN 0,7 µm) préalablement pesée. Ce filtre était ensuite séché à 105 °C pendant 24 heures puis pesé de nouveau pour obtenir le poids sec de MFS. Le poids des MOFS était estimé après avoir calciné le même filtre dans un four à moufle à 525 °C pendant 3 heures.

• Les matières organiques dissoutes (MOD) ont été évaluées dans l'eau prélevée sur le terrain et filtrée dans les plus brefs délais sur des filtres WHATMANN GF/F de 0,7 µm. Un volume de 100 ml de chaque filtrat additionné de 200 µl de $HgCl_2$ à 15 $g.l^{-1}$ était stocké en petits flacons de verre bouchés dans un congélateur à -20 °C pour le dosage du Carbone Organique Dissous, effectué après transport en France, dans un analyseur DOHRMAN CD 80.

La faune aquatique de quatre surfaces de 0,1 m^2 a été échantillonnée dans chaque station au moyen d'un filet SURBER, puis comptée et rangée par groupes fonctionnels selon les classifications de TACHET *et al.* (1980) et CUMMINS & WILZBACH (1985). Les gastéropodes ont été répartis entre deux groupes. Le plus gros, *Physa acuta,* classé dans les brouteurs par TACHET *et al.* (1980), a été rangé parmi les dilacérateurs. En effet, les expériences de CHERGUI & PATTEE (1991) ont montré qu'il est capable de détruire les feuilles en les réduisant à leurs nervures principales. Les autres gastéropodes, tels *Ancylus fluviatilis*, se nourrissent surtout de la couverture végétale microscopique ; ils ont été rangés dans les racleurs.

La faune terrestre a été récoltée à chaque date dans un des quadrats de la litière de la station aval, au-dessous de la végétation dense de roseaux, peupliers, ricin et laurier rose qui poussaient dans le lit-même de la rivière. Ce biotope a été submergé quelques jours par la crue de fin février 1995. Pour extraire la faune de la litière, nous

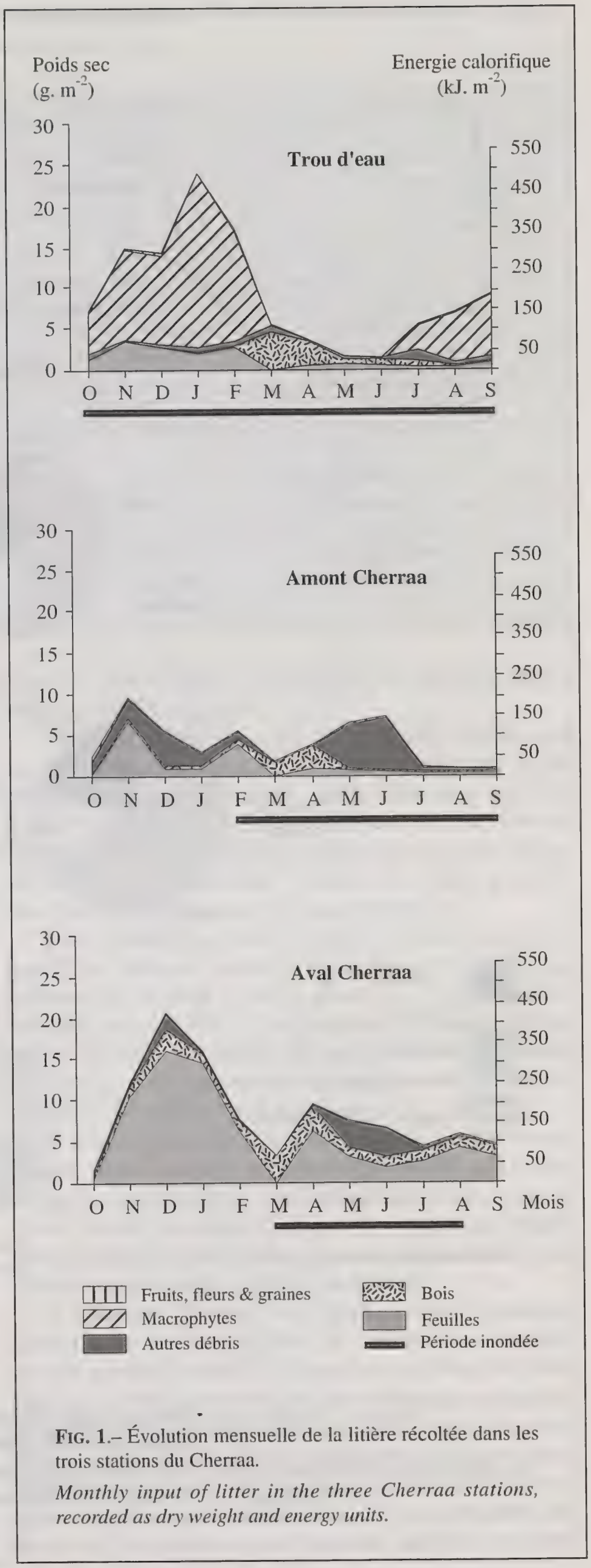


FIG. 1.– Évolution mensuelle de la litière récoltée dans les trois stations du Cherraa.

Monthly input of litter in the three Cherraa stations, recorded as dry weight and energy units.

Source : MNHN

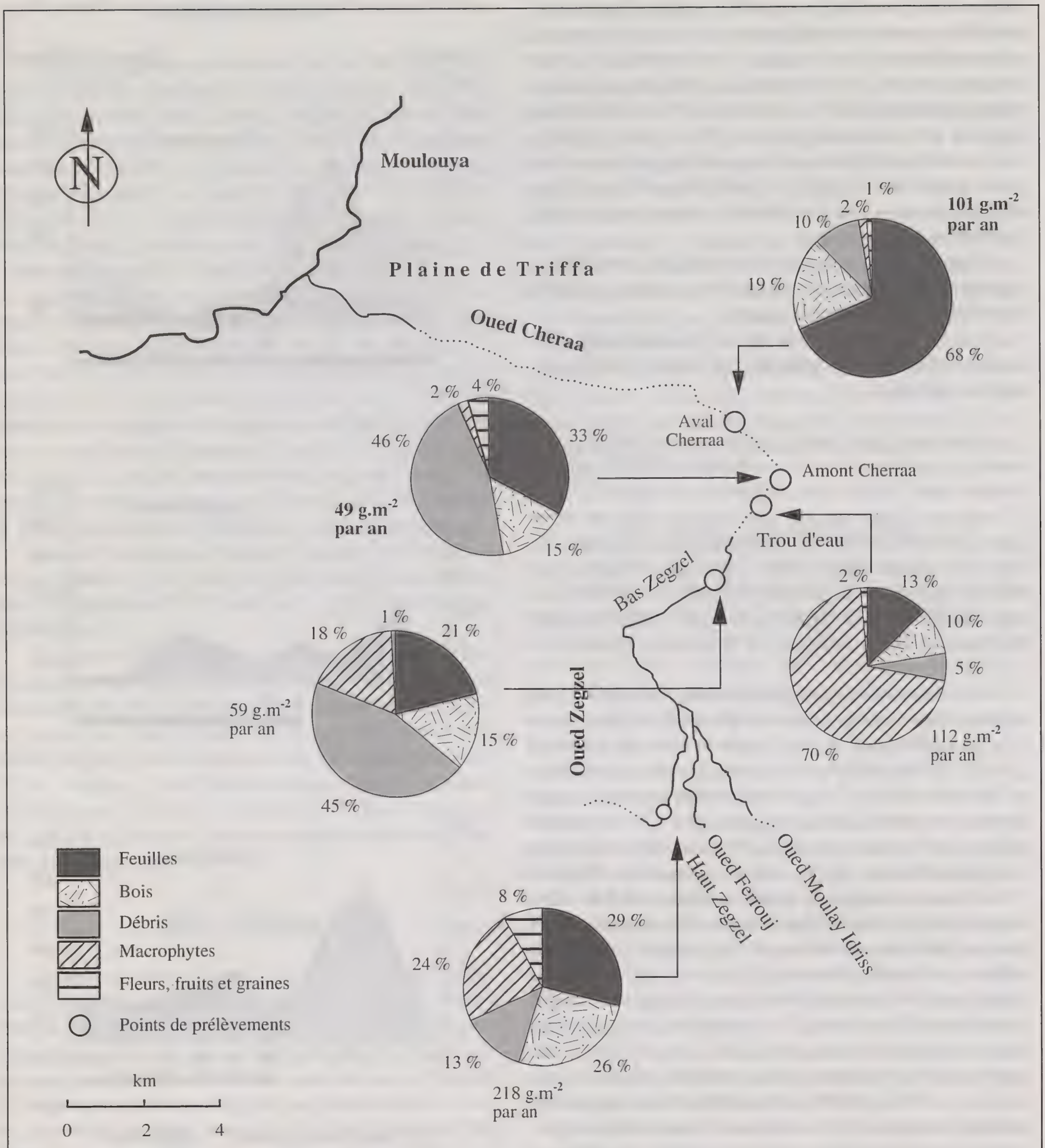


FIG. 2.– Contribution des différentes catégories de litière aux apports végétaux. Les données du Haut et du Bas Zegzel sont d'après MAAMRI *et al.* (1994).

The different categories of litter (leaves, wood, debris, aquatic macrophytes, and flowers, fruit and seeds) input in the Zegzel-Cheraa system, in g.m^{-2}.yr^{-1}. The data for the Upper and Lower Zegzel are from MAAMRI et al. *(1994).*

Source : MNHN

TABLEAU I.– Caractéristiques des stations étudiées.
Description of the stations in the Oued Cherraa.

	TROU D'EAU	AMONT CHERRAA	AVAL CHERRAA
Altitude (m)	210	200	190
Période inondée pendan l'année	12 mois	7 mois	5 mois
Largeur prospectée (m)	4	2	3
Largeur du lit (m)	30	30-40	80-100
Distance de la berge (m)	0	1-2	3-6
Substrat	vase et sable	gros blocs, galets, graviers	gros blocs, galets, cailloux, sable
Végétation riveraine	*Nerium oleander* L. *Tamarix balansae* Gay. *Juncus acutus* L.	*Juncus acutus* L. *Tamarix balansae* Gay *Nerium oleander* L. *Salix pedicellata* Desf. *Populus alba* L. *Opuntia ficus-indica* Mill.	*Juncus acutus* L. *Tamarix balansae* Gay *Nerium oleander* L. *Salix pedicellata* Desf. *Populus alba* L. *Eriobotrya japonica* Lindl. *Ricinus communis* L. *Mentha rotundifolia* (L.) Huds. *Crataegus oxyacantha* L. *Arundo donax* L.
Végétation aquatique	*Chara vulgaris longibracteata* L. *Potamogeton trichoides* Cham. et Schlecht.	Algues filamenteuses	Algues filamenteuses *Typha angustifolia* L.

avons utilisé l'appareil de Berlèse dans lequel une ampoule électrique provoque la descente des invertébrés qui tombent dans un tube collecteur rempli de formol à 37°. La plupart des espèces ont été déterminées jusqu'à l'ordre et plus rarement la famille sous loupe binoculaire avec l'aide des Drs CHAVANON (Entomologie, Oujda) et MATHIEU (Biologie Souterraine, Lyon) et en se référant aux catalogues suivants : COINEAU (1974), ROTH (1974), MATHIEU *et al.* (1977). Sous le terme "Autres" nous avons rassemblé des espèces rencontrées très rarement (quelques acariens, coléoptères, diptères et hyménoptères), dont le régime alimentaire ne correspondait pas aux catégories retenues par ailleurs.

RÉSULTATS

APPORTS DE LITIÈRE

La figure 1 représente l'évolution mensuelle des dépôts de litière dans les trois stations.

Le trou d'eau paraît dépendre fortement de la production autochtone *(Potamogeton trichoides, Chara vulgaris).* Cette contribution au budget énergétique du système représente presque les 3/4 de la litière totale (FIG. 2). Son accumulation atteint un maximum en hiver. La contribution des feuilles mortes et celle du bois sont secondaires. Les feuilles mortes montrent une évolution saisonnière pondérale hautement significative ($p < 0,01$). Elles sont présentes d'octobre à février, puis disparaissent. Le bois est surtout représenté de mars à avril ($p = 0,05$). La composante "autres débris" est faible et montre une légère hausse en juillet ($p < 0,01$).

Dans le lit temporaire, les retombées de feuilles sont les plus précoces. Elles sont en fait réparties de façon bimodale au cours de l'année : un pic automnal avec des feuilles brunes en novembre-décembre et un pic hivernoprintanier de feuilles vertes en février ou en avril. Quatre essences dominent la litière : *Populus alba*, *Salix pedicellata*, *Eriobotrya japonica* et *Nerium oleander*.

Dans la station amont du Cherraa, les feuilles mortes se placent en deuxième position après les autres débris qui représentent 46 % de la litière totale (FIG. 2). Leur maximum de novembre (FIG. 1) est constitué en grande partie de feuilles de saule. Les feuilles de laurier rose *Nerium oleander* sont en partie responsables du maximum de février. Un troisième pic de dépôt en mai-juin est ici causé par les débris non identifiables car très décomposés. Le bois contribue aux dépôts végétaux de mars à avril, au début de l'inondation. Les macrophytes et la composante fleurs, fruits et graines sont d'importance minime. Les variations pondérales mensuelles sont statistiquement significatives pour toutes les composantes végétales ($p \leq 0,05$).

À l'aval du Cherraa, les feuilles mortes représentent l'essentiel des dépôts de litière. Les retombées maximales ont lieu pendant les mois d'automne et au début de l'hiver, mais se révèlent assez étalées dans le temps et décalées selon les espèces. En particulier on constate de nouveau une chute hivernale des feuilles de laurier rose (qui représentent 58 % des feuilles en hiver). La majeure partie des feuilles de peuplier tombe en décembre alors que la défoliation des saules est plus précoce et se réalise en octobre-novembre.

Source : MNHN

Le néflier *Eriobotrya japonica* perd ses feuilles de façon significative de mars à août. D'après les espèces recueillies, on constate que les feuilles proviennent aussi bien de la rive de l'oued que de la végétation qui occupe son lit. Les macrophytes comme les fleurs et les fruits représentent une partie négligeable des apports végétaux : leurs contributions sont respectivement de l'ordre de 2 % et 1 % des apports annuels totaux (FIG. 2). Les brindilles de bois se placent après les feuilles avec une contribution de l'ordre de 19 %. D'une façon générale, elles tombent tout au long de l'année; cependant deux périodes de chute plus importantes peuvent être distinguées, en fin d'automne et au printemps. Le reste des variations est plus irrégulier et peut être lié à des événements météorologiques particuliers (vent, orage...). Les "autres débris végétaux" se placent en troisième position et sont davantage représentés sous l'eau, en mai -juin.

Statistiquement, tous les composants de la litière dans l'aval Cherraa montrent des différences pondérales significatives en fonction du temps ($p < 0,01$) sauf les "autres débris", pour lesquels la variation est non significative ($p = 0,052$). Aucune accumulation de litière n'apparaît lors de l'arrivée de l'eau en mars.

Les matériaux reçus par le cours d'eau pendant une année représentent dans le trou d'eau 112 $g.m^{-2}$ de litière soit 2330 kJ, dans l'amont Cherraa 49 $g.m^{-2}$, soit 1019 kJ et dans l'aval Cherraa 101 $g.m^{-2}$, soit 2101 kJ.

Les analyses de variance démontrent des différences significatives au niveau des apports totaux entre les deux stations temporaires ($p < 0,05$), entre le trou d'eau et l'amont Cherraa ($p < 0,05$) mais non pas entre le trou d'eau et l'aval Cherraa ($p > 0,05$) où les quantités échantillonnées sont voisines.

MATIERES FINES EN SUSPENSION (MFS) ET MATIERES ORGANIQUES FINES EN SUSPENSION (MOFS) (FIG. 3)

Les eaux de l'oued montrent une charge importante en MFS au mois de mars, période du retour de l'eau et de vitesse du courant la plus élevée. Dès que cette vitesse commence à diminuer dans les stations temporaires ou dès qu'elle cesse dans le trou d'eau, la charge en MFS diminue. Une comparaison des trois stations fait ressortir que la station aval Cherraa est la plus chargée en MFS, suivie de la station amont puis du trou d'eau.

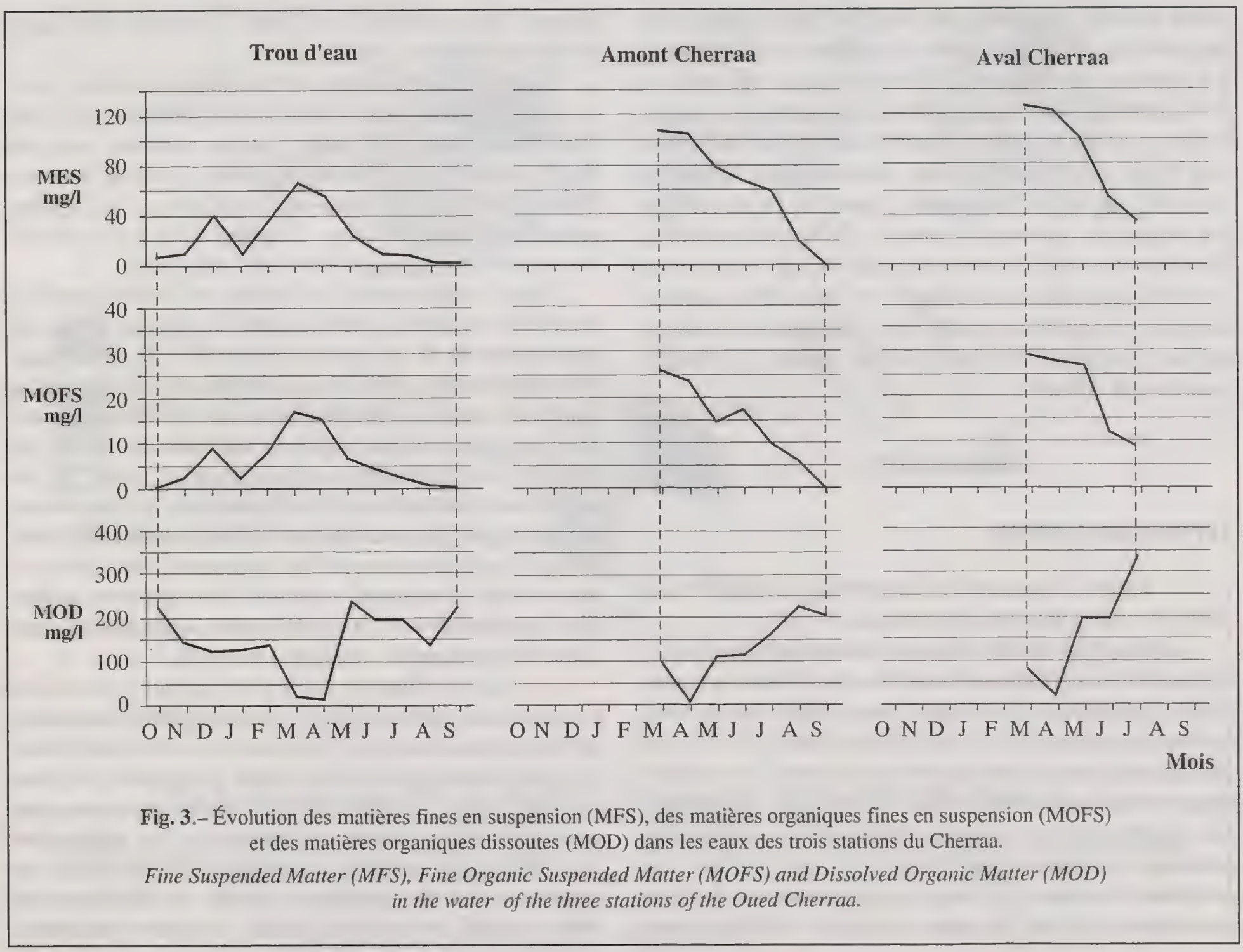


Fig. 3.– Évolution des matières fines en suspension (MFS), des matières organiques fines en suspension (MOFS) et des matières organiques dissoutes (MOD) dans les eaux des trois stations du Cherraa.

Fine Suspended Matter (MFS), Fine Organic Suspended Matter (MOFS) and Dissolved Organic Matter (MOD) in the water of the three stations of the Oued Cherraa.

Source : MNHN

L'évolution des MOFS est remarquablement parallèle à celle des MFS. Dans leur cas, la charge de l'eau est également plus forte en aval qu'en amont du Cherraa. Nous avons noté, en effet, dans le cours inférieur des valeurs qui approchent de 30 mg/l durant les mois de mars et avril, c'est-à-dire 25 % des matières totales. Les plus faibles valeurs (10 mg/l) sont enregistrées au-delà de juin et coïncident avec la période de faible écoulement ou de stagnation des eaux. Les variations saisonnières sont nettes et caractérisées par le pic de mars dans les trois stations.

MATIÈRES ORGANIQUES DISSOUTES (MOD) (FIG. 3)

Les teneurs élevées de MOD ont eu lieu en automne et au printemps dans le trou d'eau, et en été dans les stations temporaires. Les MOD évoluent en sens inverse des matières en suspension.

FAUNE TERRESTRE (TABLEAU II ET FIG. 4)

Les coléoptères adultes ont des densités maximales en automne et en avril, les larves de diptères en hiver, les larves des hyménoptères et les acariens en été. Les chenilles de lépidoptères montrent aussi des densités plus élevées en été ; en hiver comme au printemps, leur densité est faible. Les acariens oribates (galumnidés) et gamasidés sont responsables du maximum de décembre. Les dermaptères et autres invertébrés terrestres sont mieux représentés au printemps. Les diptères sont les plus nombreux et la colonisation de la litière se fait surtout par des larves de Chironomidae, Tipulidae et Ceratopogonidae terrestres. Les densités de juin sont dues à la présence de larves de Cecidomyiidae.

L'impact de la crue de mars se fait sentir par une diminution des effectifs de la faune sur tous les tracés.

FAUNE AQUATIQUE BENTHIQUE (TABLEAU III ET FIG. 5)

Prenons tout d'abord le cas du trou d'eau où la faune aquatique est présente toute l'année. On constate que les dilacérateurs *(Physa,* Limnéphilidés...) sont plus nombreux en décembre-janvier puis diminuent. Les racleurs et les prédateurs abondent en décembre, janvier et février. Les collecteurs sont nombreux en février et les filtreurs (larves de culicidés) de mai à juillet. Les effectifs sont les plus faibles en mars-avril, au moment où le trou d'eau est repris par l'oued.

Dans le cas des stations temporaires, la faune aquatique n'est présente que durant la période de remise en eau. Les variations saisonnières sont nettes et caractérisées par une augmentation progressive des effectifs de mars à juin. À l'aval, le cycle hydrologique est court. Les dilacérateurs sont rares et les filtreurs et prédateurs nombreux durant toute la période inondée. À l'amont, le cycle hydrologique est plus long. La faune a tendance à montrer une certaine évolution : les dilacérateurs abondent en mars-avril et les collecteurs et filtreurs en juin-juillet. Les effectifs des prédateurs sont presque stables durant toute la période inondée avec une légère hausse en août.

En termes de dominance numérique, les prédateurs viennent au premier rang, suivis par les dilacérateurs et les collecteurs dans l'amont Cherraa où les apports feuillus sont restreints à la période sèche d'automne et d'hiver. Au contraire, dans l'aval Cherraa où la composante feuillue est mieux représentée mais la période de mise en eau plus courte, les dilacérateurs sont moins nombreux.

Dans les trois stations, nous avons noté l'absence totale de *Melanopsis praemorsa*, principal dilacérateur du Zegzel (MAAMRI *et al.,* 1995). Cette espèce est remplacée dans le Cherraa par *Physa acuta* qui joue vraisemblablement le même rôle dans cet écosystème temporaire.

TABLEAU II.– Groupes faunistiques rencontrés à terre dans la litière de la station aval Cherraa. Sauf indication contraire, il s'agit d'adultes.

Taxonomic groups collected from terrestrial litter in the downstream Cherraa station. Except when noted otherwise, the animals were adults.

GROUPE TROPHIQUE	TAXONS
Détritivores	Crustacés Isopodes
	Myriapodes Diplopodes
	Acariens Oribates Galumnidae
	Collemboles Entomobyidae
	Psocoptères
	Coléoptères Throscidae
	Coléoptères Lathrydiidae
	Coléoptères Anobiidae
	Coléoptères Bostrychidae
	Coléoptères (larves)
	Lépidoptères (larves)
	Diptères Cecidomyiidae (larves)
	Diptères Chironomidae (larves)
	Diptères Ceratopogonidae (larves)
	Diptères Tipulidae (larves)
	Diptères Psychodidae (larves)
Prédateurs	Aranéidés Naraneidae
	Aranéidés Agelenidae
	Aranéidés autres
	Acariens Gamasidae
	Hétéroptères (larves et adultes)
	Dermaptères
	Coléoptères Staphylinidae
Parasites	Homoptères (larves et adultes)
	Hétéroptères (larves et adultes)
	Hyménoptères Cynipidae
	Hyménoptères Proctotrypidae
	Hyménoptères Ichneumonidae
Autres	Acariens indéterminés
	Coléoptères indéterminés
	Diptères indéterminés
	Hyménoptères indéterminés (larves)

Source : MNHN

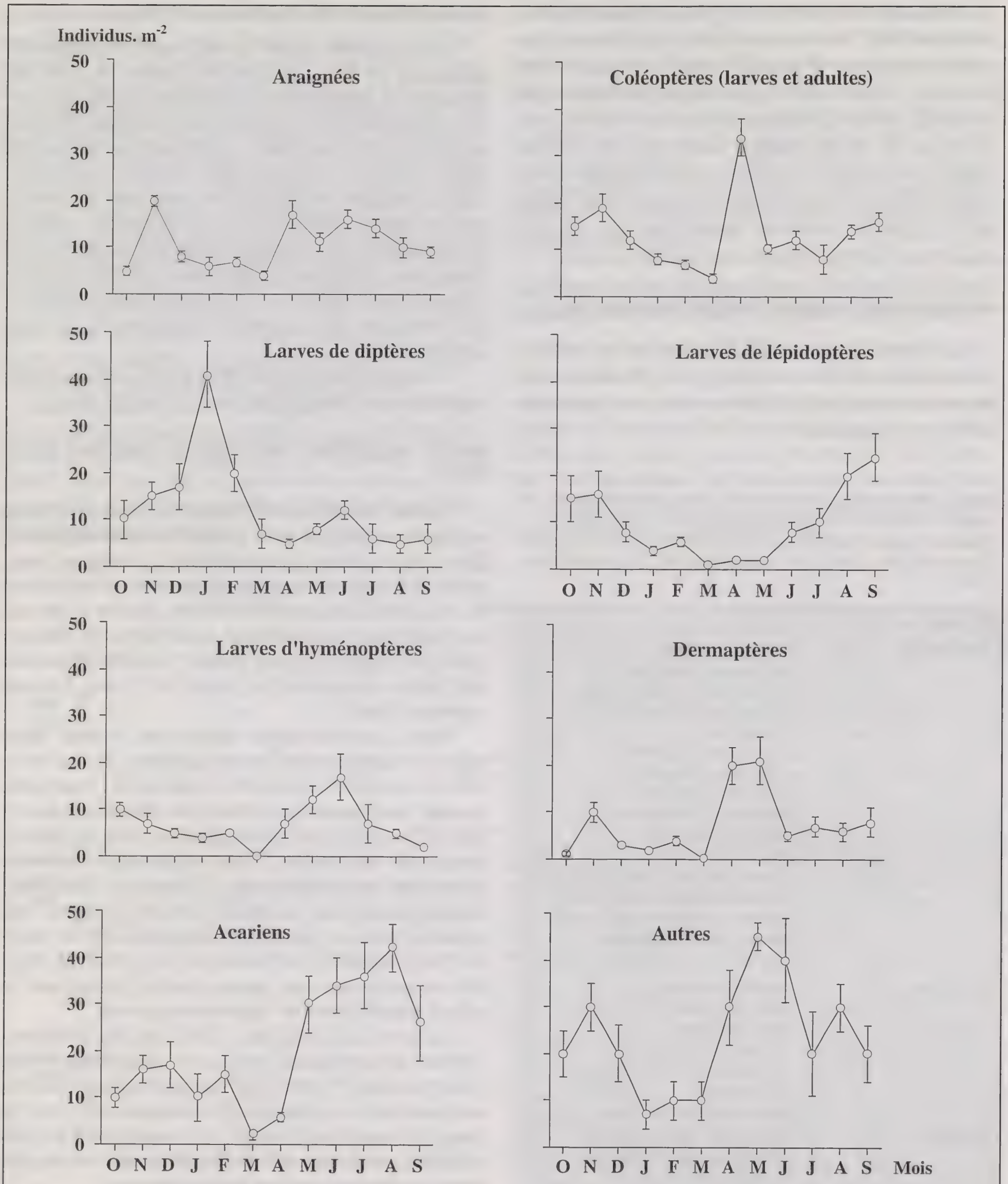


Fig. 4.– Évolution de la densité moyenne des différents groupes d'invertébrés terrestres extraits de la litière dans la station aval Cherraa. Les barres verticales indiquent l'écart-type.

Number of terrestrial invertebrates per m^2, collected from litter in the downstream Cherraa station. The vertical bars represent the standard deviations.

Source : MNHN

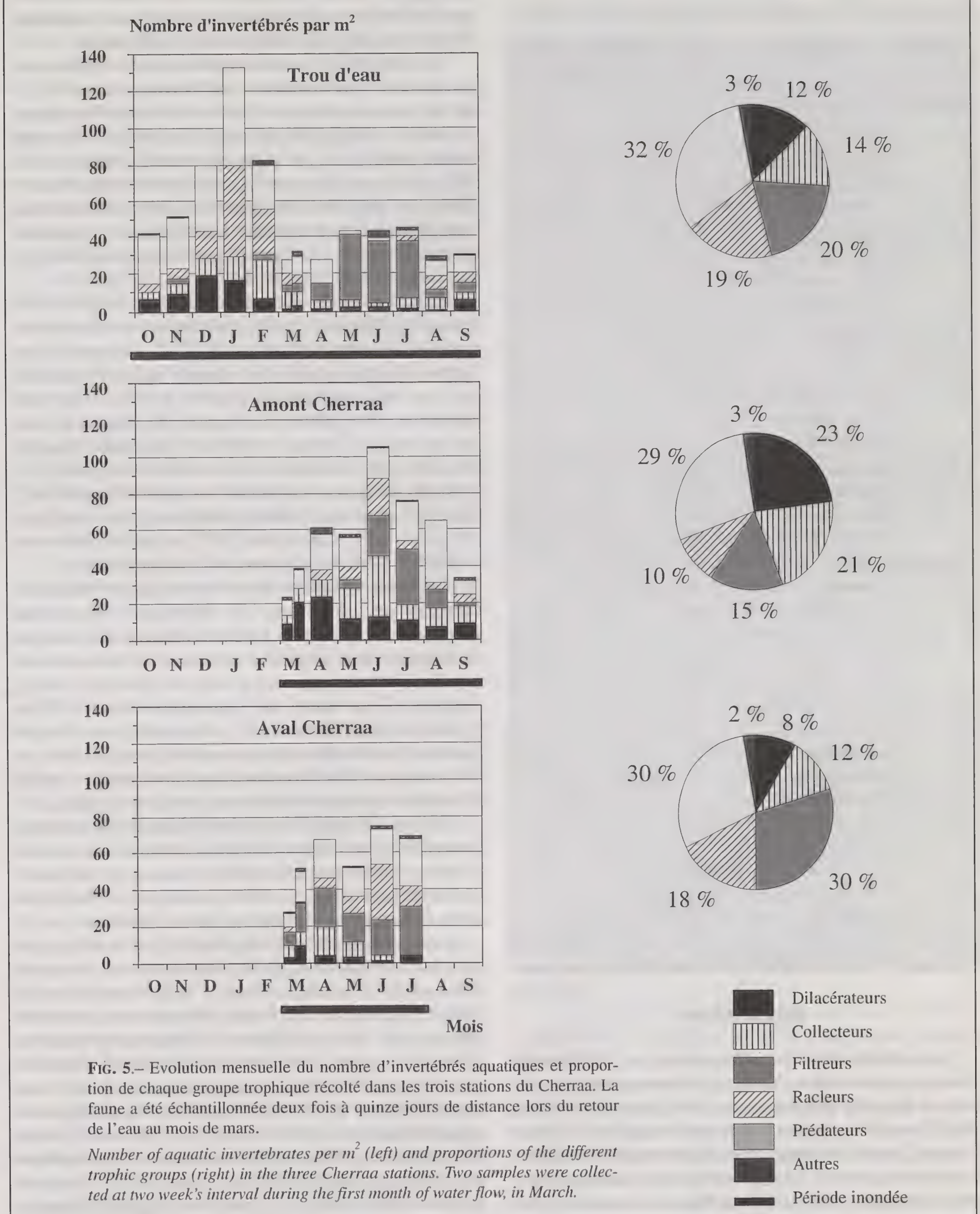


FIG. 5.– Evolution mensuelle du nombre d'invertébrés aquatiques et proportion de chaque groupe trophique récolté dans les trois stations du Cherraa. La faune a été échantillonnée deux fois à quinze jours de distance lors du retour de l'eau au mois de mars.

Number of aquatic invertebrates per m² (left) and proportions of the different trophic groups (right) in the three Cherraa stations. Two samples were collected at two week's interval during the first month of water flow, in March.

Source : MNHN

TABLEAU III.– Faune aquatique récoltée au filet Surber dans les trois stations.

Aquatic fauna collected with a Surber sampler in the three stations.

GROUPE TROPHIQUE	TAXONS	TROU D'EAU	AMONT CHERRAA	AVAL CHERRAA
Racleurs	*Ancylus fluviatilis*	+	0	+
	Esolus pygmaeus	+	+	0
	Stenelmis consobrina	+	+	0
	Limnebius fritalis	+	0	0
	Limnebius sp.	0	+	0
	Blephariceridae	0	0	0
Détritivores	*Physa acuta*	+	+	+
	Ephemera	+	0	+
	Choroterpes	+	+	0
	Limnephilidae	+	+	0
Collecteurs de fines particules	*Lumbricus*	+	+	+
	Caenis	+	+	+
	Cleon	+	+	+
	Baetis rhodani	0	+	+
	Orthocladiinae	+	+	+
	Chironomini	+	+	+
Filtreurs	*Eusimulium latinum*	+	+	+
	Titisimilium bezii	+	0	+
	Culicidae	+	+	0
	Hydropsyche maroccana	0	+	0
Prédateurs	*Dugesia*	0	+	0
	Gomphus	0	0	+
	Crocothemis	+	+	0
	Corixa	+	+	0
	Nepa cinerea	+	+	0
	Gerris cinereus	+	0	+
	Hydrometra stagnorum	+	+	+
	Gyrinus	+	+	+
	Aulonogyrus striatus	+	+	+
	Empididae	+	+	+
	Stratiomyidae	+	0	+
	Ceratopogonidae	+	+	+
	Tanypodinae	+	+	+
	Tipulidae	+	+	+
	Atherix	+	+	0
Autres	Nématodes	0	+	+
	Ostracodes	0	+	0
	Hydracariens	0	+	0
	Helophorus aquatilis	+	0	0

DISCUSSION

Les stations du Zegzel (MAAMRI *et al.,* 1994) et du Cherraa se classent dans l'ordre suivant par quantité décroissante de litière qu'elles reçoivent : Haut Zegzel, Trou d'eau, Aval Cherraa, Bas Zegzel et Amont Cherraa (FIG. 2). Dans l'amont Cherraa, la largeur du lit, la pauvreté de la ripisylve et surtout sa présence uniquement sur la rive gauche du secteur prospecté expliquent la faiblesse des apports à ce niveau (49 $g.m^{-2}.an^{-1}$). Avec la dominance des détritus en voie de décomposition, cette station nous rappelle celle du Bas Zegzel située 3 km à l'amont. L'aval Cherraa (101 $g.m^{-2}.an^{-1}$ de litière) comporte au contraire une végétation plus dense et plus variée jusque dans le lit lui-même.

Par comparaison à certaines données de la littérature, les quantités trouvées dans le Cherraa sont aussi très faibles. Sous un climat semblable, les forêts d'eucalyptus du Sud de l'Australie ont des retombées de litière de l'ordre de 600 $g.m^{-2}.an^{-1}$ sous les arbres (CAMPBELL *et al.,* 1992 ; POLGLASE & ATTIWILL, 1992). BENSON & PEARSON (1993) ont mentionné des apports de litière à un ruisseau tropical australien se montant à 484 $g.m^{-2}.an^{-1}$. Dans une mare temporaire au Canada, BÄRLOCHER *et al.* (1978) estiment les apports à 252 $g.m^{-2}.an^{-1}$.

Les valeurs relevées dans le Cherraa concernent uniquement le périmètre étudié, situé à quelques mètres de la rive. Or CHAUVET & JEAN-LOUIS (1988) ont montré que l'apport direct de litière était maximal à 2 m des rives et qu'il devenait négligeable au-delà de 15 m. Dans ces conditions, rien d'étonnant à ce que les retombées dans les stations du Cherraa demeurent supérieures à celles évaluées pour la Garonne tout entière (42 $g.m^{-2}.an^{-1}$, CHAUVET & JEAN-LOUIS 1988), la Tamise (23 $g.m^{-2}.an^{-1}$, MATHEWS & KOWALCZEWSKI, 1969), une rivière suédoise (30 $g.m^{-2}.\ an^{-1}$, KARLSTRÖM 1978) et une rivière canadienne (37 $g.m^{-2}.an^{-1}$, CONNERS & NAIMAN 1984).

Les valeurs relevées dans la station amont du Zegzel (218 $g.m^{-2}.an^{-1}$, MAAMRI *et al.,* 1994) où le ruisseau est étroit, sont beaucoup plus élevées. La liaison avec le degré de fermeture de la végétation au-dessus du lit et la proportion des rives par rapport à la surface du cours d'eau est évidente (CUMMINS 1974, CONNERS & NAIMAN 1984, MAAMRI *et al.* 1994 et 1995) ; elle explique les valeurs beaucoup plus fortes trouvées en général pour les ruisseaux et les mares que pour les cours d'eau plus larges, et dans le Cherraa la valeur plus élevée notée dans le trou d'eau.

Dans le Cherraa, la proportion de feuilles persistantes de laurier est de l'ordre de 6 % à l'amont et dans le trou d'eau, et 9 % à l'aval. Il reste voisin des valeurs mesurées dans le Zegzel (8 %) et traduit la composition de la végétation ripariale sous le climat du nord-est marocain.

Le trou d'eau montre une évolution unimodale expliquée par la dominance de la composante autochtone en hiver. Cette production disparut complètement en fin d'hiver suite à la crue de février 1995 qui cura le fond de cette station. Seuls persistèrent durant cette période les débris de bois dont la rétention par suite de leur forme, et peut-être aussi leur poids, était plus grande que celle des autres éléments de la litière. Le cours d'eau temporaire espagnol prospecté par MOLLA *et al.* (1996) avait deux phases distinctes de fonctionnement selon la période en eau. En période inondée, il était typiquement hétérotrophe avec une faible productivité mais avec une grande quantité de matière organique benthique. Inversement, en période

Source : MNHN

d'assec, des flaques d'eau séparées les unes des autres évoluaient séparément et le cours d'eau devenait autotrophe avec une grande productivité mais une faible quantité de matière organique benthique. Un phénomène similaire semble se produire dans le trou d'eau du Cherraa.

Si le pic automnal des feuilles caduques et celui du laurier rose en fin d'hiver ont été signalés dans des travaux passés (MAAMRI *et al.,* 1994), les pics d'apport de *Populus alba* et celui d'*Eriobotrya japonica* sont mis en évidence pour la première fois dans la zone d'étude. Le long du Cherraa, *Salix pedicellata* perd ses feuilles en grande quantité en novembre. CHAUVET & JEAN-LOUIS (1988) ont constaté que *Salix alba* perd également ses feuilles en novembre-décembre sur les rives de la Garonne. Les retombées des feuilles de *Populus alba* sont concentrées sur les mois de décembre et janvier. C'est un peu plus tard que celles notées par WITKAMP & DRIFT (1961) aux Pays-Bas dans le cas de *Populus tremula* qui perd ses feuilles très tôt en octobre, et de *Populus nigra* qui perd ses feuilles en quelques semaines de septembre ou octobre (CHAUVET & JEAN-LOUIS, 1988).

Comme ailleurs dans le monde (CAMPBELL & FUCHSHUBER 1994 pour l'Australie), la contribution de la végétation persistante est d'étaler l'apport de litière au cours de l'année.

Dans cette étude, nous souhaitions savoir si lors du retour de l'eau, le premier flot transportait de grandes quantités de matière organique. Du point de vue des particules grossières, le seul fait noté a été une accumulation de bois dans la station aval. Soit la rivière n'a pas transporté d'autres matières organiques grossières, soit, étant donné notre méthode d'échantillonnage, ces matières ne se sont pas déposées aux points étudiés et ont été emportées plus loin.

Une fois la litière submergée, il se produit un lessivage de ses composés solubles (NYKVIST 1963, SHORT *et al.* 1984). Une remontée spectaculaire de la concentration et du flux de MOD, attribuée à ce phénomène, se produisait à l'amont du Zegzel de septembre à novembre (MAAMRI *et al.,* 1996). De même, la concentration en MOD est élevée dans le trou d'eau aux mois de novembre et de décembre. Ce maximum dû au lessivage ne s'étend pas aux stations temporaires puisqu'elles étaient à sec à cette période, mais une trace en est peut-être visible dans le premier flot de mars. Ce lessivage se produit en une ou deux journées lorsque les membranes végétales ont été lésées par la dessiccation (GESSNER & SCHWOERBEL, 1989 ; BÄRLOCHER 1990, CHERGUI & PATTEE 1992). Des auteurs ont avancé que ce phénomène peut causer une perte de poids allant jusqu'à 40 % (KAUSHIK & HYNES, 1971 ; LUSH & HYNES, 1973 ; PETERSEN & CUMMINS, 1974). L'échantillonnage mensuel n'a peut-être pas révélé toute l'ampleur de ce phénomène furtif. L'humectation des horizons organiques des sols après la longue période d'assec peut être une seconde source de MOD.

À l'aval du Zegzel, l'augmentation des concentrations en MOD se produisait dès le mois de juin et les fortes valeurs estivales avaient, selon MAAMRI *et al.* (1996) une origine autochtone. La même explication peut s'appliquer au Cherraa, où les concentrations augmentent à mesure que le débit diminue (amont Cherraa) ou cesse complètement (aval Cherraa et trou d'eau), favorisant le développement des algues. Nous avons signalé le tapis vert qui couvrait le fond de ces petites collections d'eau en été.

Après lessivage, la litière est conditionnée par les micro-organismes aquatiques puis dégradée mécaniquement par le courant et du fait de son ingestion par la macro-faune (OBERNDORFER *et al.,* 1984 ; MERRITT *et al.,* 1984). Cette dégradation engendre sa fragmentation en matière organique fine.

Dans l'Oued Cherraa, les MFS et MOFS varient à l'inverse des MOD. L'origine de ce phénomène peut être recherchée sur place dans le Cherraa et en amont, dans le Zegzel. Le mois de janvier est très généralement un mois sec et de débit faible (Zegzel) ou nul (Cherraa), pendant lequel la matière fine se dépose dans le lit (MAAMRI *et al.,* 1996). Cette matière est ensuite reprise lors de la première crue, comme celle de février 1992 dans le Zegzel où concentrations et flux de MOFS atteignaient leurs maximums annuels.

Dans le Cherraa, il s'agirait donc à la fois de matières en suspension dévalant de l'amont et de matières en suspension reprises sur place. Cette interprétation est confirmée par les concentrations plus élevées en aval qu'en amont. L'érosion des terrains voisins par la pluie pour les MFS et les déjections du bétail accumulées dans le lit pendant la saison sèche pour les MOFS sont certainement en grande partie à l'origine de ces matières. Compte tenu des débits, les flux de MOFS entraînées par la rivière sont considérables : 20 g par seconde, soit 51 tonnes pendant le mois de mars à la station aval. Le remarquable parallélisme des tracés des MFS et des MOFS et leur maximum initial indiquent qu'il s'agit non d'un phénomène de décomposition de la litière dès le mois de mars, mais bien de la mise en suspension de particules fines quelles qu'elles soient dès l'arrivée de l'eau. Même s'ils y ont contribué, les quelques biotopes restés en eau, tels le trou d'eau, ne peuvent avoir fourni de telles quantités de litière dégradée.

Comme dans l'oued Zegzel (MAAMRI *et al.,* 1996), la concentration en MFS et en MOFS décroît au fur et à mesure que l'écoulement, et donc l'érosion, diminuent.

Lorsque le trou d'eau est repris par l'oued en mars-avril, il reçoit sa matière en suspension de la rivière (d'où le maximum annuel), tandis que sa teneur en MOD est faible comme dans les autres stations (d'où le minimum annuel).

KOEHLER (1983) affirme que les invertébrés terrestres jouent un rôle très important dans la décomposition de la litière terrestre ; grâce à leur activité mécanique et/ou

Source : MNHN

biologique, ils incorporent les résidus végétaux au sol. La surface d'une aiguille de Pin sylvestre passe de 180 à 18 000 mm^2 après action d'un oribate (cité par ARPIN *et al.,* 1975). Mais sous le climat semi-aride du nord-est marocain, l'action de cette faune s'est révélée minime (MAAMRI *et al.,* sous presse) ou du moins exige une échelle de temps bien plus grande que celle de la faune aquatique. Aussi l'interprétation de l'évolution de la faune terrestre en fonction des apports végétaux reste telle délicate dans la plupart des cas.

Seuls les acariens, les larves de diptères et les adultes des coléoptères ont des taux de colonisation élevés durant les périodes de grands apports dans la station aval Cherraa et peuvent être considérés comme des groupes liés à la matière végétale. La dynamique des autres groupes faunistiques terrestres peut être liée à un phénomène intrinsèque de mortalité, de migration ou de recrutement de juvéniles. Ainsi, l'augmentation printanière du nombre d'araignées pourrait être attribuée, selon BLANDIN *et al.* (1980), à la période de reproduction.

La présence, dès le retour de l'eau, d'une faune aquatique dilacératrice plus abondante dans l'amont Cherraa qu'en aval peut être due à la durée annuelle d'immersion, à une dérive sur environ 1,5 km à partir du Zegzel, et/ou à la nature du substrat. Le substrat minéral en amont est beaucoup plus grossier, ce qui facilite la pénétration des détritus et par la suite une meilleure alimentation et une meilleure persistance de la faune des régions hyporhéiques capable de recoloniser la surface (STROMMER & SMOCK 1989). Comme précédemment mentionné, l'aval Cherraa possède au contraire un substrat fin dans une grande partie du lit étudié.

Selon CUMMINS *et al.* (1989), les caractéristiques de la zone ripariale constituent une fonction organisatrice majeure des communautés lotiques. En particulier, l'abondance des dilacérateurs est très souvent liée à la densité de la ripisylve (ANDERSON & SEDELL, 1979 ; VANNOTE *et al.,* 1980 ; CUSHING *et al.,* 1983 ; MILLER, 1985 ; STATZNER & HIGLER, 1985 ; RYDER & SCOTT, 1988). MAAMRI *et al.* (1994) ont fait les mêmes constations dans l'oued Zegzel, à l'amont duquel la végétation riveraine luxuriante se rejoignait d'une rive à l'autre et la faune aquatique comprenait 95 % de dilacérateurs en nombre d'individus et davantage en biomasse (principalement *Melanopsis praemorsa)* tandis que, dans la station aval où la végétation était rare et espacée, ce groupe trophique ne constituait numériquement que 5 % de l'ensemble.

Cependant le consensus à ce sujet n'est pas général, car d'autres facteurs peuvent masquer cette influence (HAWKINS, 1988). TOWNSEND & HILDREW (1984) et HAWKINS *et al.* (1982) n'ont pas trouvé de relation entre dilacérateurs et fermeture du couvert végétal. C'est le cas des stations du Cherraa où nous avons noté que les dilacérateurs étaient moins abondants à l'aval caractérisé par sa végétation abondante et plus nombreux à l'amont où la végétation était plus localisée. Dans ce type d'écosystème, il semble que la quantité des apports soit moins importante que, par exemple, le cycle hydrologique ou l'exposition.

La zoocénose aquatique de l'oued Cherraa est composée en partie d'espèces benthiques euryèces qui peuplent le cours permanent du Zegzel et en partie d'espèces nageuses habituellement récoltées dans des collections d'eau calmes. La présence de ces espèces en milieu temporaire est probablement due à leur dérive à partir des points d'eau dès le retour du courant. D'autres espèces résistent aux conditions défavorables de l'assèchement en retardant le démarrage de leur cycle biologique de façon à le synchroniser avec le cycle hydrologique (LÉGIER, 1979). Ces espèces survivent durant leur enfouissement grâce à l'humidité résiduelle (plus grande en amont qu'en aval du Cherraa, MAAMRI *et al.,* sous presse) et aux débris organiques du sédiment. Le remplacement du prosobranche à respiration aquatique *Melanopsis praemorsa* de l'Oued Zegzel par le pulmoné à respiration aérienne *Physa acuta* dans l'Oued Cherraa illustre ce phénomène de survie en milieu temporaire.

Selon les prévisions du River Continuum Concept (RCC) (VANNOTE *et al.,* 1980), la dimension des particules transportées devrait décroître le long du Continuum sous l'effet des processus physiques et biologiques. Ceci était bien mis en évidence par MAAMRI *et al.* (1994 et 1995) au niveau de l'oued Zegzel. Mais le Cherraa, où la fraction organique grossière est nettement plus abondante à l'aval qu'à l'amont, représente une exception à cette règle. NAIMAN & SEDELL (1979) expliquent surtout la variation du stock de détritus par des facteurs géomorphologiques locaux.

BOTTORFF & KNIGHT (1988) et BURTON *et al.* (1988) ont souligné que le cas des biotopes aquatiques intermittents n'est pas abordé dans le RCC. Ces auteurs constatent que malgré des conditions de flux différentes, les communautés benthiques des rivières permanentes et temporaires sont similaires. Cependant, le fonctionnement des secondes dépend de la durée de remise en eau. L'alternance des phases exondée et inondée perturbe le cycle biologique de la plupart des espèces et crée un déphasage entre les apports allochtones et le cycle de vie de la plupart des invertébrés. Durant la période principale de chute des feuilles, le Cherraa était à sec. L'évolution de la faune dans la rivière temporaire s'est produite, non à partir de la chute des feuilles, mais à partir du retour de l'eau. Mais alors les dilacérateurs sont apparus en premier, suivis par les collecteurs de fines particules (collecteurs ramasseurs et filtreurs).

Le trou d'eau échappe à cette interprétation. En effet, dans ce point d'eau permanent, les dilacérateurs montrent une légère remontée en automne-hiver, probablement suite à l'apport feuillu comme dans le Zegzel (MAAMRI *et al.* 1995). Les racleurs sont également représentés durant cette période, sûrement suite à la prolifération de la production autochtone.

Source : MNHN

En fait, le Cherraa correspondrait mieux à la théorie "River Mosaic" de NAIMAN *et al.* (1988), qui découpe le système lotique en des séries de pièces discrètes ayant des limites distinctes plutôt qu'en un gradient progressif ou continuum. Le début du cours temporaire, puis l'arrivée dans la plaine avec élargissement du lit et installation de la végétation terrestre dans celui-ci, constitueraient deux de ces limites géomorphologiques.

CONCLUSIONS

La production de litière de cette partie temporaire du cours d'eau est tout à fait comparable à celle de sa partie permanente, compte-tenu de la largeur du lit et du degré de couverture végétale.

Nous n'avons trouvé une certaine coïncidence entre ces apports et la dynamique de la faune que chez quelques groupes terrestres (acariens, diptères, dermaptères, lépidoptères) et chez la faune du point d'eau permanent. Dans la rivière temporaire elle-même, c'est le retour de l'eau qui fixe le départ d'une succession semblable de la faune aquatique.

Alors que l'évolution de la partie permanente du système était conforme au RCC, la partie temporaire n'obéit plus à ce concept, en partie à cause de l'installation de végétation terrestre ligneuse dans le lit-même de la rivière.

RÉFÉRENCES

ANDERSON, N.H. & SEDELL, J.-R., 1979.– Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. *Ann. Rev. Entomol.*, 24 : 351-377.

ARPIN, P., KILBERTUS, G. PONGE, G. & VANNIER, G., 1975.– Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. *In* : PESSON, P. (Ed), *Actualités d'écologie forestière : sol, flore, faune*. Gauthier-Villars, Paris : 87-149.

BÄRLOCHER, F., 1990.– Factors that delay colonization of fresh alder leaves by aquatic hyphomycetes. *Arch. Hydrobiol.*, 119 : 249-255.

BÄRLOCHER, F., MACKAY, R.J. & WIGGINS, G.B., 1978.– Detritus processing in a temporary vernal pool in southern Ontario. *Arch. Hydrobiol.*, 81 : 269-295.

BENSON, L.J. & PEARSON, R.G., 1993.– Litter inputs to a tropical Australian rainforest stream. *Austr. J. Ecol.*, 18 : 377-383.

BIRD, G.A. & KAUSHIK, N.K., 1981.– Coarse particulate organic matter in streams. *In* : LOOK, M.A. & DUDLEY D.W. (Eds) *Perspectives in Running Water Ecology*, Plenum Publishing Corp. 41-68.

BLANDIN, P., CHRISTOPHE, T., GARAY, I. & GEOFFROY, J.J., 1980.– Les arachnides et myriapodes prédateurs en forêt tempérée. *In* : PESSON P. (Ed.), *Actualités d'écologie forestière, sol, flore, faune*. Gautier-Villars, Paris, 477-506.

BOTTORFF, R.L. & KNIGHT, N.K., 1988.– Functional organization of macroinvertebrate communities in two first order Californian streams : comparison of perennial and intermittent flow conditions. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 23 : 1147-1152.

BURTON, T.M., ULRICH, K.E. & HAACK, S.K., 1988.– Community dynamics of bacteria, algae and insects in a first order stream in New Hamphire, USA. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 23 : 1125-1134.

CAMPBELL, I.C. & FUCHSHUBER, L. 1994.– Amount, composition and seasonality of terrestrial litter accession to an Australian cool temperate rainforest stream. *Arch. Hydrobiol.*, 130 : 499-512.

CAMPBELL, I.C., JAMES, K.R., DEVEREAUX, A. & HART, B.T., 1992.– Allochthonous coarse particulate organic material in forest and pasture reaches of two Southeastern Australian streams. I. Litter accession. *Freshwat. Biol.*, 27 : 341-352.

CHAUVET, E. & JEAN-LOUIS, M.A., 1988.– Production de litière de la ripisylve de la Garonne et apport au fleuve. *Acta œcol., Œcol. gener.*, 9 : 265-279.

CHERGUI, H. & PATTEE, E., 1990.– The processing of leaves of trees and aquatic macrophytes in the network of the River Rhone. *Internat. Revue ges. Hydrobiol.*, 75 : 281-302.

CHERGUI, H. & PATTEE, E., 1991.– An experimental study of the breakdown of submerged leaves by hyphomycetes and invertebrates in Morocco. *Freshwat. Biol.*, 26 : 97-110.

CHERGUI, H. & PATTEE, E., 1992.– Processing of fresh and dry *Salix* leaves in a Moroccan river system. *Acta œcol.*, 13 : 291-298.

COINEAU, J., 1974.– *Introduction à l'étude des microathropodes du sol et de ses annexes*. Doin, Paris, 118 p.

CONNERS, M.E. & NAIMAN, R.J., 1984.– Particulate allochthonous inputs : relationships with stream size in an undisturbed watershed. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 41 : 1473-1484.

CUMMINS, K.W., 1974.– Structure and function of stream ecosystems. *BioScience*, 24 : 631-641.

CUMMINS, K.W & WILZBACH, A.M., 1985.– Field procedures for analysis of functional feeding groups of stream macroinvertebrates. *Contribution 1611 Univ. Maryland, Frostburg*, 18 p.

CUMMINS, K.W., WILZBACH, M.A., GATES, D.M., PERRY, J. & TALLIAFERRO, W.B., 1989.– Shredders and riparian vegetation. *BioScience*, 39 : 24 - 30.

CUSHING, C.E., McINTIRE, C.D., CUMMINS, K.W., MINSHALL, G.W., PETERSEN, R.C., SEDELL, J.R. & VANNOTE, R.L., 1983.– Relationships among chemical, physical and biological indices along river continua based on multivariate analyses. *Arch. Hydrobiol.*, 98 : 317-326.

FISHER, S.G. & LIKENS, G.E., 1973.– Energy flow in Bear Brook, New Hampshire : an integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecol. Monogr.*, 43 : 421-439.

GESSNER, M.O. & SCHWOERBEL, J., 1989.– Leaching kinetics of fresh leaf-litter with implications for the current concept of leaf-processing in streams. *Arch. Hydrobiol.*, 115 : 81-90.

HAWKINS, C.P., 1988.– Effects of watershed vegetation and disturbance on invertebrate community structure in Western Cascade streams : Implications for stream ecosystem theory. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 23 : 1167-1173.

HAWKINS, C. P., MURPHY, M.L. & ANDERSON, N.H. 1982.– Effects of canopy, substrate, composition and gradient on the structure of macroinvertebrate communities in Cascade Range streams of Oregon. *Ecology*, 63 : 1840-1856.

KARLSTRÖM, U., 1978.– *Environmental factors, detritus and bottom fauna in the Ricklean - a North Swedish forest river.* Report Inst. Limnol., Univ. Uppsala, Sweden, 74 p.

KAUSHIK, N.K. & HYNES, H.B.N., 1971.– The fate of the dead leaves that fall into streams. *Arch. Hydrobiol.*, 68 : 465-515.

KOEHLER, H., 1983.– Studies on the development of soil mesofauna in a rubble dump cover. *In* : LEBRUN P., ANDRÉ H.M., DE MEDTS A., GRÉGOIRE-WIBO C. & WAUTHY G. (Eds), *New Trends in Soil Biology.* Proc. of VIII[th] Int. Col. Soil Zool., 561-567.

Source : MNHN

LEGIER, P., 1979.– *Écologie des ruisseaux temporaires de Provence et les informations qu'elle apporte sur la naissance, la maturation et la structure d'un écosystème d'eau courante.* Thèse Univ. Aix-Marseille. 320 p.

LUSH, D.L. & HYNES, H.B.N., 1973.– The formation of particles in freshwater leachates of dead leaves. *Limnol. Oceanogr.,* 18 : 968-977.

MAAMRI, A., CHERGUI, H. & PATTEE, E., 1994.– Allochthonous input of coarse organic matter to a Moroccan mountain stream. *Acta œcol.,* 15 : 495-508.

MAAMRI, A., CHERGUI, H. & PATTEE, E. 1995.– Impact des apports végétaux allochtones sur la distribution de la faune benthique dans un cours d'eau de montagne marocain, l'Oued Zegzel. *Écologie* , 26 : 81-94.

MAAMRI, A., CHERGUI, H. & PATTEE, E. 1996.– Dynamics of fine particulate and dissolved organic matter in a Moroccan mountain stream : effects of stream flow and litter quality. *Polskie Archwm Hydrobiol.,* 43 : 401-410.

MAAMRI, A., CHERGUI, H. & PATTEE, E., (sous presse).– Leaf litter processing in a temporary Northeastern Moroccan river. *Arch. Hydrobiol.*

MATHEWS, C.P. & KOWALCZEWSKI, A., 1969.– The disappearance of leaf litter and its contribution to production in the River Thames. *J. Ecol.,* 57 : 543-552.

MATHIEU, J., RICHOUX, P. & TACHET, H., 1977.– *La mésofaune du sol de la région lyonnaise (systématique élémentaire et aperçu écologique).* C.R.D.P. Lyon (Ed.), 72 p.

MERRITT, R.W., CUMMINS, K.W. & BURTON, T.M., 1984.– The role of aquatic insects in the processing and cycling of nutrients. *In* : RESH, V.H. & ROSENBERG, D.M. (Eds), *The Ecology of Aquatic Insects* : 134-163.

MILLER, C., 1985.– Correlates of habitat favorability for benthic macroinvertebrates at five stream sites in an Appalachian Mountain drainage basin, USA. *Freshwat. Biol.,* 15 : 709-733.

MOLLA, S., MALTCHIK, L., CASADO, C. & MONTES, C., 1996.– Particulate organic matter and ecosystem metabolism dynamics in a temporary Mediterranean stream. *Arch. Hydrobiol.,* 137 : 59-76.

NAIMAN, R.J. & DECAMPS, H., PASTOR, J. & JOHNSTON, C.A., 1988.– The potential importance of boundaries to fluvial ecosystems. *J. N. Am. Benthol. Soc.,* 7 : 289-306.

NAIMAN, R.J. & SEDELL, J.-R., 1979.– Benthic organic matter as a function of stream order in Oregon. *Arch. Hydrobiol.,* 87 : 404-422.

NYKVIST, N., 1963.– Leaching and decomposition of water-soluble organic substances from different types of leaf and needle litter. *Studia Forestalia Suecica,* 3 : 1-31.

OBERNDORFER, R.V., McARTHUR, J.V., BARNES, J.R. & DIXON, J.,- 1984. The effect of invertebrate predators on leaf litter processing in an Alpine stream. *Ecology,* 65 : 1325-1331.

PETERSEN, R.C. & CUMMINS, K.W., 1974.– Leaf processing in a woodland stream. *Freshwat. Biol.,* 4 : 343-368.

POLGLASE, P.J. & ATTIWILL, P.M., 1992.– Nitrogen and phosphorus cycling in relation to stand age of *Eucalyptus regnas* F. Muell. *Plant Soil,* 142 : 157-166.

POST, A.H & CRUZ, A.A De la, 1977.– Litter fall, litter decomposition and flux of particulate organic material in a coastal plain stream. *Hydrobiologia,* 55 : 201-207.

ROTH, M., 1974.– *Initiation à la morphologie, la systématique et la biologie des insectes.* ORSTOM (Ed.) 213 p.

RYDER, G.I. & SCOTT, D., 1988.– The applicability of the River Continuum Concept to New-Zealand streams. *Verh. Internat. Verein. Limnol.,* 23 : 1441- 1445.

SHORT, R.A., SMITH, S. L., GUTHRIE, D.W. & STANFORD, J.A., 1984.– Leaf litter processing rates in four Texas streams. *J. Freshwat. Ecol.,* 2 : 469-473.

STATZNER, B. & HIGLER, B. 1985.– Questions and comments on the River Continuum Concept. *Can. J. Fish. aquat. Sci.,* 42 : 1038-1044.

STROMMER, J.L. & SMOCK, L.A. 1989.– Vertical distribution and abundance of invertebrates within the sand of a low gradient head water stream. *Freshwat. Biol.,* 15 : 263-274.

TACHET, H., BOURNAUD, H. & RICHOUX, P., 1980.– *Introduction à l'étude des macroinvertébrés des eaux courantes.* Assoc. Fr. Limnol. et Univ. Lyon I : 156 p.

TOWNSEND, C.R. & HILDREW, A.G., 1984.– Longitudinal pattern in detritivore communities of acid streams : a consideration of alternative hypotheses. *Verh. Internat. Verein. Limnol.,* 22 : 1953-1958.

VANNOTE, R.L., MINSHALL, G.W., CUMMINS, K.W., SEDELL, J.R. & CUSHING, C.E., 1980.– The river continuum concept. *Can. J. Fish. aquat. Sci.,* 37 : 130-137.

WITKAMP, M. & DRIFT, J. Van Der, 1961.– Breakdown of forest litter in relation to environmental factors. *Plant Soil,* 35 : 257-268.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The aim of the present work was to evaluate the impact of coarse particulate organic matter CPOM (plant litter) input on a small temporary Mediterranean river. CPOM was collected monthly from quadrates on the dry or flooded river bottom. Suspended fine particulate matter SFPM, suspended fine particulate organic matter SFPOM, dissolved organic matter DOM, and the terrestrial and aquatic invertebrate fauna, were also investigated. Investigations took place from October 1994 to September 1995 in a permanent pool and in two stations of the temporary river that were submerged from the end of February until September and July, respectively. The upstream station was devoid of vegetation, whereas downstream trees and shrubs grew in the broad bed of the river itself. The data were compared with those from the permanent upper course of the same river called the Oued Zegzel and previously investigated by MAAMRI *et al.* (1994, 1995, and 1996).

Oued Cherraa receives three categories of organic matter : terrestrial litter, litter from the aquatic vegetation in the permanent or semi-permanent pools of its bed, and the dung of the cattle that wander over the dry bed to drink the water of these pools.

The litter in the permanent pool was mostly aquatic macrophytes; the highest deposit occured in winter, and the lowest in spring when the pool was flooded by the flowing river. The input in the bed of the temporary river was low and consisted mostly of leaves and drifting plant debris upstream. It was greater downstream and was dominated by the leaves of the vegetation that grew in the bed. Deciduous leaves were shed in autumn, whereas perennial leaves were mostly shed in winter but also throughout the year. Although the input was measured near the bank, it was much lower (50-100 g. m^{-2}) than in the upstream Zegzel station, owing to the width of the bed.

Suspended FPM and FPOM peaked as soon as the water began flowing in March, presumably owing to the debris accumulated during the dry season and to the manure of the cattle. Both concentrations and water flow subsequently decreased. In contrast, DOM increased, presumably owing to aquatic macrophyte development in the pools.

The terrestrial fauna - mostly Diptera larvae, Acarina, and adult Coleoptera - was rare, which explained its limited impact on litter breakdown. Among the aquatic fauna, the air-breathing *Physa acuta* replaced the water-breathing *Melanopsis praemorsa* that was abundant in the Upper Zegzel. In all three stations, succession among the aquatic trophic groups proceeded from shredders to collectors, and both groups were consumed by predators. In the pool, the succession seemed to be chronologically linked to litter input and breakdown. But in the temporary stations, succession started on the day of submersion.

The system conformed to the River Continuum Concept from the source of the Oued Zegzel to the upstream Cherraa station. But the presence of terrestrial vegetation in the temporarily-flooded bed of the downstream station caused a new input of CPOM and interrupted the continuum.

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (3) 1997 : 265-269

TRIBUNE

L'ÉVALUATION GLOBALE DES SOLS EST-ELLE POSSIBLE ?*

Denis BAIZE

I.N.R.A. - Unité de Science du Sol - Orléans , 45160 Ardon - France
(denis.baize@orleans.inra.fr)

Parce qu'il étudie les sols sous tous leurs aspects (morphologie, constitution, fonctionnements, évolutions, propriétés, répartition spatiale), le pédologue pense œuvrer parmi les sciences de l'Environnement. Il considère ces "sols" comme parties essentielles des écosystèmes terrestres, à la fois milieux nourriciers et habitats.

C'est pourquoi, il y a quelques années, la Commission Interministérielle des Comptes du Patrimoine Naturel m'a demandé de réfléchir sur la notion d'évaluation *quantitative* des "sols". À partir de ces réflexions, ce texte demeure plus que jamais d'actualité et développe une réflexion plus "patrimoniale" et "écologique" qu'économique sur des notions comme "qualité", "valeur", "fertilité", "aptitude"...

LES COUVERTURES PÉDOLOGIQUES

Ce qu'on appelait habituellement "le sol" en pédologie, est un objet naturel, continu, tridimensionnel, structuré et variant, qui est désormais dénommé "**couvertures pédologiques**" pour mieux faire comprendre sa nature réelle et éviter les ambiguïtés du mot "sol" (sol = plancher - sol = terrain).

Les couvertures pédologiques sont, en effet :

• des formations naturelles : leur existence initiale ne dépend pas de l'Homme ; elles existaient bien avant l'apparition de l'Homme sur notre planète.

• Ce sont des formations continues (du moins en plaines). L'observation d'une tranchée longue de plusieurs kilomètres, par exemple une tranchée de gazoduc, vous en apporterait la preuve. Le marcheur qui traverse la Beauce à pied au mois d'octobre fera le même constat.

• Ce sont des formations tridimensionnelles qui ont donc une extension spatiale et une épaisseur. En France cette épaisseur est faible, variant de 15 cm à rarement plus de deux mètres, alors que leur extension spatiale géographique se compte en dizaines de kilomètres.

• Les couvertures pédologiques varient dans l'espace. Il est bien connu, par exemple, que les sols de Champagne crayeuse sont très différents de ceux de Champagne humide. Ou bien que les sols de Sologne diffèrent beaucoup de ceux du Val de Loire et de la Beauce. Mais, ce qui est vrai à l'échelle de **petites régions naturelles** (BAIZE, 1994) est souvent vrai aussi à une échelle hectométrique. Des sols très contrastés, très dissemblables, peuvent être observés à 200 m de distance. Les couvertures pédologiques montrent donc souvent une grande **variabilité spatiale**.

• Les couvertures pédologiques sont structurées en ce sens qu'elles ont une organisation interne déterminée par l'action des facteurs de la pédogenèse durant une longue durée (on compte en milliers ou centaines de milliers d'années). En un site donné et selon un axe vertical, les sols ne sont pas homogènes mais structurés en couches distinctes : **les horizons**.

• Les couvertures pédologiques se transforment au cours du temps. Leurs évolutions naturelles sont plutôt lentes à l'échelle de temps humaine (milliers d'années) alors que leurs modifications résultant de l'intervention de l'Homme sont rapides. Par exemple, le déboisement, le drainage agricole des terrains humides, l'apport d'amendements calcaires peuvent transformer complètement le fonctionnement des sols en quelques mois et donc modifier leur future évolution pédogénétique.

---

* Communication présentée au Colloque de la SFE "Évaluation des écosystèmes" (octobre 1995, Dijon).

Source : MNHN

• Les couvertures pédologiques sont des objets immobiles. Chacune peut être aisément localisée géographiquement sur un fond de carte topographique, **chacune se confond donc avec un territoire**. Il y a trois conséquences importantes à ce fait.

1) La pente, l'exposition, l'altitude sont des caractères de **situation** aussi importants à prendre en compte que les caractères de **constitution** ou d'**organisation interne**.

2) Se confondant avec des territoires, les couvertures pédologiques ont presque toujours des **propriétaires** et souvent des **exploitants**. Ces objets naturels sont donc, depuis fort longtemps, **subdivisés spatialement** par l'homme selon des considérations administratives (communes, cantons, département, régions, états) et foncières (cadastre).

3) L'analyse spatiale et l'expression cartographique de cette analyse est particulièrement bien adaptée à la pédologie.

LES COMPTES DU PATRIMOINE NATUREL EN CE QUI CONCERNE "LES SOLS".

L'objectif était d'établir une évaluation à la fois quantitative et qualitative des "sols" de notre pays de façon à mettre au point quelques **indicateurs chiffrés** permettant de mesurer l'évolution de notre patrimoine sols au cours du temps : conservation ou détérioration ?

Une réflexion a donc été menée sur ce thème : comment évaluer **globalement** les couvertures pédologiques, c'est-à-dire comment leur attribuer une **valeur** ? Deux questions nous ont d'abord été posées :

• les couvertures pédologiques sont-elles des **ressources naturelles** ?

• sont-elles des **ressources renouvelables** ?

LES COUVERTURES PÉDOLOGIQUES SONT - ELLES DES RESSOURCES NATURELLES ?

L'animateur des travaux, Jean Louis WEBER avait donné cette définition : "un élément naturel est une ressource quand il fait l'objet d'une exploitation ou d'une mise en valeur. Il devient alors un bien primaire... la notion de ressource, fondamentalement anthropocentriste, renvoie à celle d'usage. Les éléments du milieu naturel qui, à un moment donné, ne sont d'aucun usage pour l'Homme, ne constituent pas des ressources naturelles".

Avec une telle définition, nous courions le risque d'un parti pris trop agricole, trop économiste, trop marchand. En effet, que penser des fragments de couvertures pédologiques qui ne sont l'objet d'aucune exploitation, qui demeurent aujourd'hui sous landes, friches, pelouses ou qui ne sont presque pas mis en valeur, laissés en bois à gibier ou en taillis abandonnés ?

Heureusement, Jean Louis Weber a admis que "La notion de ressource peut être élargie jusqu'à la prise en compte de **services naturels** susceptibles d'être valorisés".

C'est pourquoi, à notre avis, on doit considérer que tout fragment de couverture pédologique représente une ressource naturelle **actuelle** ou **potentielle** :

• car il assure toujours plusieurs **fonctions** pour les hommes, autres que la seule production de biomasse (alimentaire ou non).

• car il joue un rôle non négligeable dans le **fonctionnement des milieux naturels** ou plus ou moins artificialisés (agrosystèmes).

– dans le cycle de l'eau, il a une fonction de **filtre** et d'**épuration** et une fonction de **rétention** et de **stockage** ;

– dans le cycle du carbone c'est un lieu de **stockage** majeur ; à l'échelle planétaire, il y aurait trois fois plus de carbone stocké dans les sols que dans toute la biomasse végétale terrestre (POST *et al.*, 1990) ;

– il porte une **végétation** qui, outre son propre intérêt, a une utilité anti-érosion, une importance paysagique et/ou cynégétique ;

– il constitue (directement ou indirectement) un **habitat** pour des éléments de la **flore** et de la **faune** ;

– enfin, il constitue, même s'il n'est pas exploité aujourd'hui, une **réserve** que l'on pourra mettre en valeur dès que possible ou dès que souhaité.

LES COUVERTURES PÉDOLOGIQUES SONT-ELLES RENOUVELABLES ?

Si elle se trouve totalement détruite en un point, une couverture pédologique ne peut pas se reconstituer à une vitesse compatible avec l'échelle de temps humaine. Les sols de nos climats tempérés ont pour la plupart entre

Source : MNHN

10000 ans et deux millions d'années. Pour reformer selon les processus naturels une couverture pédologique de 30 cm d'épaisseur (ce qui est peu), il faudrait plusieurs milliers d'années.

C'est pourquoi les couvertures pédologiques doivent être considérées par les hommes comme des **ressources naturelles non renouvelables**. D'où l'idée qu'elles sont donc **très précieuses** et l'importance de leur bonne gestion patrimoniale "en bon père de famille". Leur exploitation ne devant pas entraîner leur détérioration. On arrive ainsi aux notions de développement et d'agriculture durables.

L'ÉVALUATION QUANTITATIVE DES COUVERTURES PÉDOLOGIQUES

En s'aidant de cartes pédologiques plus ou moins détaillées et bien que l'épaisseur des sols dans chaque unité cartographique n'est pas toujours facile à estimer, il a été admis que l'on pouvait accéder à une estimation du **volume** des couvertures pédologiques.

Mais un tel indicateur aurait-il un intérêt réel ; serait-il suffisant ; serait-il capable de nous signaler une évolution dans le temps ? Pourrait-on prendre en compte le volume des couvertures pédologiques sans faire intervenir aussi leur nature ou qualité ? À l'évidence il faut surtout porter un jugement qualitatif, aussi objectif que possible.

L'ÉVALUATION QUALITATIVE DES COUVERTURES PÉDOLOGIQUES

Le groupe de travail a rapidement admis un certain nombre de points. Au départ, il faut tenir compte d'un certain nombre de caractères objectifs des "sols". Puis il faut traiter ces informations pour aboutir à une évaluation. La notion même d' "évaluation" implique que nous devons attribuer une ou plusieurs valeurs à l'objet évalué.

Cette évaluation risque donc d'être une activité relativement subjective et conjoncturelle, tributaire de l'époque et du type de société, au plan technique et culturel, où cette évaluation sera effectuée.

Il a été également admis que les "sols" n'avaient pas de valeur ni de **qualités ou défauts** intrinsèques et que ces notions renvoyaient à des **usages** effectifs ou potentiels. En outre, la valeur patrimoniale d'un sol ne devait pas être confondue avec sa valeur d'usage ni avec sa valeur marchande.

Enfin, l'occupation (ou l'affectation ou l'utilisation) actuelle des "sols" n'est pas un critère convenable pour juger de leur valeur patrimoniale. En effet, cette notion est trop dépendante de la situation économique, sociale et technique de l'exploitant ou de la société rurale environnante. Nombreux sont les exemples de régions naturelles entières, considérées au début du siècle comme pauvres (et de ce fait peu exploitées) qui voient aujourd'hui se développer une agriculture performante (et souvent très polluante). L'exemple le plus significatif est celui de la Champagne crayeuse dite autrefois "pouilleuse" et laissée en parcours à moutons. Un autre est celui de la Limagne qui était encore il y a quelques décennies une zone de marais au paysage bocager. Des progrès dans les connaissances scientifiques et les techniques peuvent ainsi provoquer des renversements de situations spectaculaires (la maîtrise de la fertilisation en sols crayeux dans le premier cas, le drainage agricole dans le deuxième exemple).

Pour des raisons similaires, les notions de terres "labourables" ou "cultivables" ne peuvent être retenues. En revanche, la notion d'**aptitude** des sols à telle ou telle utilisation est admise par les pédologues et les agronomes (Bégon & Mori, 1982 ; Boiffin & Sébillotte, 1982 ; Baize & Jabiol, 1995).

Si l'usage n'est pas précisément défini (par exemple : "production agricole"), l'aptitude ne peut pas être clairement estimée. En revanche, si l'usage souhaité est bien précisé (par exemple : production d'asperges, de carottes primeurs ou de peupliers clone I 214), la détermination du **degré d'aptitude à** cette production rencontre moins de difficultés.

En effet, le **degré d'aptitude** de tel ou tel sous-ensemble d'une couverture pédologique à telle ou telle production végétale doit prendre en compte :

– les exigences du végétal ;

– les exigences de l'Homme (agriculteur ou sylviculteur) en tant que producteur (nature, qualité, quantité, prix de vente des produits) mais aussi en tant que gestionnaire de son matériel, de son temps et de son espace ;

– les propriétés du sol ou des sols présents ;

– les autres conditions du milieu (climat, position topographique).

Quant à la **fertilité**, définie comme étant "l'aptitude d'un sol à fournir des récoltes", elle n'a de véritable sens que lorsque le type de récolte envisagé est précisé : s'agit il de produire du blé, de la vigne, du bois de merisier, du bois de trituration, de la lavande, des baies de genièvre, des truffes ? De plus, trop souvent, la fertilité est réduite à la seule fertilité minérale. Or, la fertilité globale d'un sol ou d'un terrain à telle ou telle production, sous un même climat, dépend de toutes une série de caractères. On peut distinguer (Bonneau, 1980 ; Bégon & Mori, 1982 ; Boiffin & Sébillotte, 1982 ; Boiffin & Monnier, 1982 ; Pédro, 1982 ; Lévy, 1988) :

Source : MNHN

– une **fertilité physique** (granulométrie, netteté et stabilité de la structure, aération, épaisseur),

– une **fertilité chimique** (capacité d'échange, garniture cationique du complexe adsorbant, éléments majeurs et oligo-éléments assimilables),

– une **fertilité biologique** (richesse, variété et activité de la méso- et de la micro-faune du sol).

– on peut y ajouter une **fertilité hydrique** correspondant à la capacité de rétention et de cession de l'eau aux racines, en cas de besoin, c'est-à-dire dans les moments de sécheresse.

Pour juger des aptitudes ou des fertilités, nous sommes donc tributaires, une fois de plus, de l'avancement des connaissances et surtout du recueil des informations. Les disciplines en cause sont : l'auto-écologie des essences forestières et des plantes cultivées, l'agronomie et la sociologie rurale, la bio-climatologie et la pédologie au sens large.

Enfin le **rendement** agricole ou de biomasse est une vision trop productiviste qui ne prend pas en compte la quantité d'intrants qu'il a fallu injecter ni les atteintes à l'environnement qui ont pu être induits.

Revenons une dernière fois à la notion d'aptitude. Celle-ci traduit une capacité actuelle ou potentielle de satisfaire l'Homme pour un certain usage bien précis, elle peut donc être élargie à n'importe quelle utilisation non directement agricole ou forestière : géotechnique, loisirs, épandages de déchets, épuration d'eaux usées, bio-diversité…

LES ÉVALUATIONS PARTIELLES

La mission qui nous avait été confiée consistait à évaluer globalement les couvertures pédologiques et non pas seulement telle ou telle de leur propriété prise séparément, par exemple :

– leur pH

– leur granulométrie de surface

– leur réservoir en eau

– leur aptitude à la production de betterave à sucre

– leur aptitude à l'épandage de vidanges domestiques…

De telles évaluations partielles sont moins problématiques.

Dans les titres des exposés au cours du Colloque (*cf.* p 265), apparaissent quelques mots-clés qui concernent aussi l'étude des sols, par exemple les termes d' "inventaire" et de "typologie". En Pédologie, l'inventaire spatialisé des sols c'est la **cartographie des sols**. L'inventaire typologique consiste à distinguer et à définir des "types de sols" synthétiques (Baize, 1992). Mais nous nous heurtons à une grosse difficulté. En pédologie, à la différence des sciences biologiques, il n'existe ni individus ni espèces ni descendance génétique. Le découpage du continuum spatial comme celui du continuum typologique est donc à la fois une activité mentale difficile et forcément arbitraire.

À l'heure actuelle, les pédologues sont très sollicités pour évaluer la qualité des sols. Mais il s'agit toujours d'une thématique particulière, par exemple : degré de contamination par les métaux lourds ou bien sensibilité à l'érosion hydrique. La réponse à donner en est grandement simplifiée.

CONCLUSIONS

Confronté à une demande d'évaluation globale de **formations naturelles**, nous avons délibérément opté pour une vision **anthropocentriste**. La société qui nous paye et les politiques qui nous dirigent en seront certainement d'accord. Naturellement, tout autre pourrait être le jugement porté par un ver de terre, par une taupe ou par un jeune hêtre désireux de grandir !

Malgré ce parti pris anthropocentrique, nous ne sommes pas parvenus à trouver des critères satisfaisants pour une évaluation globale **multi-fonctions**. Même dans cette optique, les couvertures pédologiques peuvent être considérées comme une **richesse inestimable** quelles que soient leur nature et leurs propriétés.

Aussi "pauvre", aussi "maigre", aussi "infertile" soit-il, un sol qui fonctionne, qui est en équilibre avec les autres éléments du milieu, qui recèle encore sa faune et sa flore, qui assure encore plusieurs fonctions souhaitées par l'Homme, vaut toujours mieux que pas de sol du tout ou qu'un sol pollué dont certaines fonctions sont altérées ou détruites pour des siècles.

Mince épiderme de notre planète, formation vitale pour l'humanité, les couvertures pédologiques sont effectivement en danger de destruction ou de pollution. Mais il est important de distinguer les atteintes réversibles et celles qui sont irréversibles : ce qui est parfois qualifié de "fatigue" et ce qui est réelle destruction. Un sportif de haut niveau peut être passagèrement fatigué ou blessé. Son potentiel n'est pas forcément diminué. Une maison familiale non louée ni occupée mais convenablement entretenue, reste un patrimoine de valeur. Pourquoi avoir si peur de la mise en jachère ?

Le plus grand danger qui menace irrémédiablement et insidieusement les couvertures pédologiques est leur **destruction complète** :

Source : MNHN

– par l'**urbanisation** pour construire les villes, les routes, les usines, les aéroports ;

– par l'**érosion** partielle ou totale.

BIBLIOGRAPHIE

BAIZE, D., 1992.– Typologies et types en Pédologie. *Science du Sol,* 30 : 95-115.

BAIZE, D., 1994.– *Petites régions naturelles et paysages pédologiques de l'Yonne.* INRA/Conseil Général de l'Yonne. Notice 191 p. + carte à 1/200000 en couleurs.

BAIZE, D. & JABIOL, B., 1995.– *Guide pour la description des sols.* INRA : 376 p.

BÉGON, J.-C. & MORI, A., 1982.– *La fertilité vue par le pédologue. Les classements d'aptitudes.* B.T.I. 370/372 : 539-545.

BOIFFIN, J. et SÉBILLOTTE, M., 1982.– *Fertilité, potentialité, aptitudes culturales. Signification actuelle pour l'agronomie.* B.T.I. 370/372 : 345-353.

BOIFFIN, J. et MONNIER, G., 1982.– *États, propriétés et comportements des sols : recherche et utilisation des critères de fertilité physique.* B.T.I., 370/372 : 401-407.

BONNEAU, M., 1980.– *Cours de pédologie forestière. Appréciation de la fertilité du sol, éléments autres que l'azote.* ENGREF, Nancy : 26.

LÉVY, G., 1988.– *Appréciation de la fertilité du sol. Revue Forest. Française,* XL, numéro spécial : 11-18.

PÉDRO, G., 1982.– *Pédologie et richesse chimique du milieu.* B.T.I. 370/372 : 547-553.

POST, W.M., PENG, T.H., EMMANUEL, W.R., KING, A.W., DALE, V.H. & DE ANGELIS, D.L., 1990.– The global carbon cycle. *Am. Sci.,* 78 : 310-326.

SUMMARY

Is the overall evaluation of soil mantles

Because they investigate all the aspects of natural soils (morphology, constituents, mechanisms, development, properties, spatial distribution), soil scientists feel that their work is part of environmental sciences. They regard soils as essential components of terrestrial ecosystems, because they constitute both nourishing media and habitats.

A few years ago the National Heritage Assessment Committee suggested that consideration should be given to the idea of quantitative evaluation of soils. This involved preparing both a quantitative and a qualitative assessment of the soils in France so that numerical indicators could be developed to measure changes in our "soil heritage" over a period of time (preservation or deterioration?).

Such is the background to this text, which considers concepts such as the "quality", "value", "fertility" or "suitability" of the soil cover, more on the basis of its "asset value" and "ecology" than on an economic basis.

If an overall evaluation of the soil cover is to be made, a number of values must be allocated. But this evaluation is a relatively subjective and short-term activity, which depends on the time the evaluation is made and the technical or cultural nature of the society which undertakes it.

Soils have no intrinsic value, or qualities or defects. These concepts depend on their actual or potential use. Moreover, the asset value of a soil should not be confused with the value of the use which can be made of it, or its market value.

Despite taking an undoubtedly anthropocentric point of view, it has not been possible to find satisfactory criteria for a general multifunctional evaluation. Soil cover can be regarded as being of inestimable worth, whatever its nature and its properties (thickness, fertility).

Source : MNHN

Source : MNHN

RÉSUMÉ DE THÈSE

LE POMMELET Eve.– ***Structures spatiales des populations, échelles d'organisation et biodiversité : les Digènes mésoparasites des Rougets du genre*** **Mullus** ***(Teleostei, Mullidae).*** **336 p. Thèse de Doctorat de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc (Montpellier II), soutenue le 7 mars 1997. Jury : A. RAIBAUT, Président; P. BARTOLI et J.-P. DURBEC, Rapporteurs ; J. BLONDEL, C. COMBES et J.-C. HOLMES, Examinateurs; P. SILAN, Directeur de thèse. UMR CNRS 5555 "Biologie des Populations d'Helminthes Parasites". Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète.**

En mer Méditerranée occidentale, les Rougets *Mullus surmuletus* et *M. barbatus* (Mullidae, Teleostei) sont potentiellement parasités par neuf espèces de Digènes, Plathelminthes intestinaux : deux espèces d'Hemiuroidea (*Aponurus laguncula* et *Derogenes latus*), une espèce de la famille des Lepocreadiidae (*Holorchis legendrei*), trois espèces de la famille des Monorchiidae (*Lasiotocus mulli*, *Proctotrema bacilliovatum* et *Timonia mediterranea*), deux espèces d'Opecoelidae (*Poracanthium furcatum* et *Opecoeloides furcatus*) et une espèce de la famille des Fellodistomidae (*Proctoeces maculatus*).

Un travail de synthèse des connaissances sur le spectre d'hôtes et la distribution géographique de ces Helminthes a été mené. Ces derniers sont pour la plupart spécifiques des Rougets du genre *Mullus*, et ont une répartition géographique restreinte au bassin méditerranéen. Leur cycle biologique, comportant plusieurs hôtes (cycle hétéroxène), n'est pas connu excepté pour le Fellodistomidae. Ce dernier se développe successivement chez la moule *Mytilus galloprovincialis*, chez un annélide et chez des poissons téléostéens.

Les échantillons d'hôtes, et donc de parasites, proviennent de plusieurs sites de la mer Méditerranée occidentale : côte et étang languedociens (littoral de Frontignan et étang d'Ingril), zones du littoral corse (Réserve Naturelle de Scandola et côte est de la Corse). Les neuf espèces de Digènes coexistent, de façon temporaire ou plus durablement, aux différentes échelles spatiales que sont les espèces hôtes, leurs populations ou sous-populations, leurs individus et le biotope intestinal.

Divers traits de l'organisation spatiale de cette communauté parasitaire sont étudiés. Malgré l'intérêt croissant porté à l'organisation des populations et des communautés parasitaires, les recherches actuelles se focalisent fréquemment sur les structures observées à une échelle donnée et n'intègrent pas les différents niveaux de fragmentation des systèmes Hôte-Parasites.

Le but de ce travail est 1) d'analyser la nature et surtout la plasticité des structures spatiales de ces peuplements parasitaires en intégrant les différentes échelles de perception précitées, 2) d'établir, dans la mesure du possible, les liens entre les structures spatiales observées et les principaux de traits de vie de ces différentes espèces de Trématodes.

I) Les communautés parasitaires à l'échelle des espèces hôtes et de leurs populations ou sous-populations

Les variantes globales et régionales des stratégies démographiques de ces espèces parasites sont analysées à l'échelle des deux espèces-hôtes, et de certaines de leurs populations ou sous populations.

Un nombre croissant de parasitologues étudie les structures des communautés parasitaires chez les Poissons, les Oiseaux et les Mammifères. Ils empruntent fréquemment à l'écologie des organismes libres un certain nombre de principes et de méthodes. Les diagrammes rang-fréquence et les indices de diversité sont au nombre de ces approches. Dans le cadre de ce travail, l'utilisation de ces méthodes, en s'attachant à montrer leur utilité et leurs limites, permet une première description pertinente des rapports de dominance des espèces en présence. Elle permet également d'appréhender la nature des variations de la diversité spécifique entre les différentes communautés parasitaires et au sein de celles-ci.

La majorité des espèces de Digènes se retrouve chez les deux espèces hôtes et dans des sites géographiques distincts. Seul le Fellodistomidae (*Proctoeces maculatus*) est présent dans un seul site, Frontignan, lequel constitue un lieu d'implantation de filières de moules, premiers hôtes de ce parasite. Parmi les autres espèces, certaines ont un statut qui ne varie pas. Les Hemiuroidea font toujours partie du pool d'espèces rares. Le statut des autres est assez plastique d'un site géographique à l'autre et de ce fait les rapports de dominance entre membres de la communauté varient. Dans la réserve naturelle de Scandola, la diversité spécifique des communautés parasitaires varie en terme de régularité des espèces et en terme de richesse spécifique. A Frontignan et sur le littoral est corse, la richesse spécifique contribue de façon beaucoup plus modérée aux variations de la diversité.

II) Individus hôtes, populations parasitaires et structures spatiales

À l'échelle des individus hôtes, le mode de colonisation de chacun des Digènes est également étudié, en tenant compte de la variabilité existant à ce niveau d'intégration. Les relations entre les structures spatiales observées et certains facteurs environnementaux (taille de l'hôte, sexe, saison de capture…) sont analysés en mettant en œuvre des analyses de co-inertie.

Cette étude montre comment l'histoire évolutive de ces parasites, perçue notamment par leur affinité et statut taxinomiques, est étroitement liée au mode d'occupation du milieu hôte à cette échelle. En effet, les espèces appartenant à une même famille ont des stratégies de dispersion comparables. Certaines espèces sont très surdispersées dans l'espace des individus hôtes (les Monorchiidae), tandis que d'autres le sont moins (les Hemiuroidea et les Opecoelidae).

Malgré l'absence de co-structure globale forte entre les structures spatiales observées et les variables environnementales

Source : MNHN

considérées, des tendances locales sont mises en évidence. Aux paramètres-clés du fonctionnement dynamique des populations parasitaires (fécondité, taux de survie...) s'ajoute de façon déterminante l'influence de contraintes spécifiquement locales, comme la présence ou l'abondance des hôtes intermédiaires. L'éco-éthologie des hôtes spécifiques au milieu considéré. Les variations du régime alimentaire des Rougets au cours de leur croissance sont notamment un facteur important dans le déterminisme de la répartition spatiale des espèces parasites dans l'espace des individus hôtes.

III) Biotope intestinal, infracommunautés parasitaires et structures spatiales

Les problèmes d'organisation spatiale et de coexistence des parasites sont ensuite abordés à l'échelle de l'intestin des Rougets, le biotope que ces organismes colonisent. Ces biotopes sont hétérogènes, soumettant ainsi les Digènes qu'ils abritent à des contraintes environnementales fluctuantes. L'hétérogénéité des biotopes des populations parasites est bien souvent passée sous silence. Celle du biotope branchial où vivent des ectoparasites est aujourd'hui mieux connue, celle du biotope intestinal l'est beaucoup moins.

Caractérisation du biotope intestinal - L'hétérogénéité de structure du biotope intestinal est ici appréhendée par l'étude des variations du nombre de cæcums pyloriques et de la surface intestinale. Le nombre de cæcums pyloriques varie d'une espèce hôte à l'autre, et entre les individus d'une même population. La surface intestinale, étudiée en mettant en œuvre des méthodes d'analyse d'image, subit aussi des fluctuations entre les deux espèces de Rougets selon les parties de l'intestin considérées, et ne cesse de croître avec l'âge des poissons. Ces différentes variations sont analysées quantitativement et des modèles théoriques de croissance sont proposés. L'hétérogénéité de structure de ces milieux digestifs est ainsi appréhendée pour la première fois.

Structures spatiales.– Par des approches novatrices de collecte (numérisation des positions de chaque parasite dans l'intestin) et de restitution de l'information spatiale (cartographie automatisée, analyse de l'autocorrélation spatiale), la répartition dans l'intestin des différentes espèces de Digènes est analysée

Une nouvelle fois, les espèces présentent des préférendums spatiaux marqués par leur histoire évolutive. Les deux Hemiuroïdes sont isolés du reste de l'infracommunauté du fait de leur site préférentiel (estomac et vésicule biliaire). Parmi les autres espèces présentes dans l'intestin, certaines ont une spécificité de site stricte (les Monorchiidae) tandis que d'autres ont une spécificité de site beaucoup plus large et sont capables de coloniser l'ensemble du biotope intestinal (les Opecoelidae).

Le préférendum spatial d'une espèce n'est en fait que l'intégrale des positions variables, mais non aléatoires, prises par tous ses individus. Le déterminisme de l'occupation de l'espace intestinal est la résultante de contraintes historiques (une espèce ne pouvant pas s'installer n'importe où du fait de ses propres exigences), et d'ajustements dynamiques permanents, témoins d'une grande plasticité comportementale de ces organismes. La compétition et les rapprochements intraspécifiques sont les principaux moteurs de ces ajustements. Le rôle de la compétition interspécifique dans la structuration spatiale des infracommunautés est illustré. Les exemples de son existence locale restent néanmoins peu fréquents, plusieurs espèces étant rarement présentes simultanément à effectif élevé chez un même poisson.

IV) Conclusions

Aux différentes échelles considérées (espèces-hôtes, populations et individus), cette étude souligne l'importance du lien existant entre l'histoire évolutive de ces Digènes et leur stratégie d'occupation du milieu-hôte. Elle montre également comment tendances générales et plasticité écologique locale alternent ou se combinent de façon permanente. Ce travail met ainsi en garde contre les généralisations hâtives parfois faites en parasitologie à partir de situations ou de vérités locales. Il souligne l'importance d'analyser la structuration des communautés parasitaires dans le contexte de populations fragmentées, et de poser le problème de prévisibilité des structures de telles communautés en terme d'échelles et de hiérarchies des processus

ANALYSES D'OUVRAGES

CUSHING D.H.–*"Towards a science of recruitment in fish populations". In O.* KINNE *Excellence in Ecology",* Éditions de l'Ecology, Institute d'Oldendorf, 1996, 175 p.

La crise des pêcheries océaniques et le développement d'une stratégie mondiale d'utilisation durable des ressources halieuthiques impliquent une compréhension précise de la démoécologie des principaux stocks des espèces de poisson d'intérêt économique.

Cet ouvrage a pour objet de préciser l'état de es connaissances sur la dynamique des populations de poissons marins d'importance majeure pour les pêcheries et de proposer des bases rationnelles à cette exploitation.

Il comporte 5 grands chapitres : le chapitre I fait un historique des pêcheries océaniques. Dans le chapitre II est ensuite analysée l'influence du climat et de ses changements sur ces dernières, le chapitre III constitue une étude des principaux paramètres qui conditionnent le recrutement d'une classe d'âge en particulier disponibilités en nourriture et prédateurs.

Le chapitre IV étudie les dimensions quantitatives de la relation entre l'importance d'un stock de poissons d'intérêt économique et le recrutement. Sont analysés en particulier à partir de l'étude de recrutement dans les stocks de neuf espèces de grande importance halieuthique les processus densité dépendants et l'effet de l'overfishing sur le recrutement. Enfin, les mécanismes ayant conduit à l'effondrement de deux pêcheries importantes- la morue dans le Nord-est Atlantique et celle du stock de hareng en mer du Nord dans le Nord-est de l'Angleterre sont étudiés plus en détail.

Le dernier chapitre, intitulé "Science *du* Recrutement", se propose de jeter les bases d'une exploitation rationnelle des pêcheries marines fondée sur une modélisation des principaux paramètres : recrutement, stocks, taux de prélèvement, *qui* permettrait de remédier à la situation catastrophique présente résultant du déclin général des ressources halieuthiques de l'Océan mondial telle qu'elle s'observe depuis quelques années.

Cet ouvrage, rédigé à partir d'un corpus de données bibliographiques très important constitue une synthèse parfaitement à jour de la théorie démoécologique des pêches. Il est à ce titre susceptible d'intéresser non seulement les chercheurs spécialisés dans cette discipline mais tout chercheur écologue qui d'une façon ou d'une autre est impliqué dans la mise au point et l'application de méthodes permettant l'exploitation rationnelle de population naturelle d'espèces animales sauvages.

Nous le conseillerons également à tous ceux qui enseignent l'Écologie des populations et des peuplements au niveau des Maîtrises et D.E.A. universitaires.

François RAMADE

RICKSON, R.J.– Conserving soil resources. European perspectives, édité par R.J. RICKSON. Éditions CAB International. 1994, 425 p.

Cet ouvrage collectif réunit une sélection des meilleures communications qui ont été présentées au premier congrès de la Société européenne de la conservation des sols, qui s'est tenu en Grande-Bretagne en avril 1992. Les deux auteurs de la préface R.P. MORGAN & R.S. RICKSON expliquent l'objectif de cette société : elle s'est constituée à la suite de la prise de conscience par les pays européens du fait que la dégradation des sols par l'érosion ne concernait pas seulement les régions tropicales, mais qu'elle sévissait aussi de façon croissante, dans les pays tempérés, par suite de la généralisation de l'agriculture intensive. Dans la majorité des communications présentées, l'attention est portée sur l'intéraction des deux facteurs fondamentaux de l'érosion, l'un actif "l'érosivité" (impact des pluies), l'autre, passif "l'érodibilité" (sensibilité du sol). Les auteurs opposent aussi les conséquences de l'érosion, qui sont propres à la station concernée ("on site") à celles qui concernent l'environnement extérieur ("off site") : s'il est souvent possible de compenser, sur place, la baisse de fertilité par des apports d'engrais, cela ne fait qu'aggraver les incidences néfastes sur l'environnement par effet de pollution, sur les eaux notamment.

Les communications, au nombre de 38, sont regroupées dans trois sections : la première "assessment of soil degradation" concerne l'étude et la mise en évidence des processus (16 communications, 160 pages). La seconde "prediction and modelling" traite des méthodes mises en œuvre en vue de prévoir et d'estimer les dégâts commis par l'érosion (14 communications, 178 pages). La troisième section à trait aux perspectives et aux mesures de protection (8 communications, 84 pages) : en réalité ce groupement semble quelque peu arbitraire; c'est ainsi que les méthodes de simulation expérimentale se trouvent dans la section I, alors que la section II concerne les diverses formules - souvent mathématiques - mises en œuvre pour prévoir et estimer le danger d'érosion d'un site donné. Précisons que chaque communication est pourvue d'une bibliographie propre.

Sans pouvoir entrer dans le détail des diverses communications présentées, il est possible de mettre en relief certains points contenus dans les trois sections.

• **SECTION I** : deux auteurs BOARDMAN & EVANS donnent une bonne vision synthétique des conditions et des méfais de l'érosion en Grande-Bretagne. Les autres communications abordent des problèmes particuliers, concernant notamment l'incidence de l'érosion sur les propriétés du sol, sa fertilité et les divers types de pollution de l'environnement.

Source : MNHN

• **Section II** : les communications présentées dans cette section mettent en parallèle les diverses formules permettant de prévoir, voire de calculer, les nuisances de l'érosion dans une station donnée : celle classique de Wishmeier & Smith "Universal loss equation" qui met en jeu l'érosivité, l'érodibilité, les conditions topographiques, et le mode de mise en valeur ; et celle, plus sophistiquée, plus précise, et dont la formulation est plus mathématique (mais aussi plus complexe) proposée par Morgan en 1986 ; l'EUROSEM (European soil erosion model). La première formule est mise en œuvre pour certains pays : Allemagne du Sud, Portugal, Pologne ; alors que la seconde est commentée de façon détaillée, par quatre communications, des portées plus générale, qui ont surtout pour objectif de mettre en évidence ses avantages et ses applications multiples.

• **Section III** : cette section aborde les problèmes pratiques, ceux qui concernent les diverses mesures à prendre pour enrayer le processus d'érosion : parmi les plus efficaces il convient de signaler le maintien du sol couvert en toutes saisons, soit par des produits d'origine végétale (paille, résidus de récolte), soit par des couvertures artifielles. Signalons enfin, l'intéressante synthèse présentée par G. Chisci, qui après avoir énuméré les 11 causes de l'accélération récente des processus de dégradation en Europe (14 dans les pays circumméditerranéens), passe en revue les mesures de protection adaptées à chaque cas particulier.

En conclusion, il est possible d'affirmer que, malgré l'hétérogénéité des sujets traités, tantôt généraux tantôt ponctuels, le lecteur de cet ouvrage, pourra, à condition de procéder lui-même la synthèse qui s'impose acquérir une vue d'ensemble satisfaisante des problèmes posés par l'érosion des sols en Europe : seules manquent, et ou peut le déplorer, les considérations d'ordre économique et social.

Philippe DUCHAUFOUR

GODAN, D.– ***Mollusken. Ihre Bedeutung für Wissenschaft, Medizin, Handel und Kultur.*** **Éditions Parey, 1996, 220 p.**

Il s'agit d'un Grand livre des Mollusques car il présente, d'une façon complète, tout ce qui concerne les mollusques, qu'ils soient terrestres, aquatiques ou marins, dans un format cartonné 21 x 28 cm, richement illustré : 236 illustrations dont 175 en couleurs.

Il est l'œuvre d'une spécialiste de la Biologischen Bundesanstalt für Land und Forstwirtschaft à Berlin-Dahlem, bien connue pour ses recherches de biologie appliquée à la protection des cultures, en particulier sur les limaces et les escargots. Toutefois, ici, c'est l'ensemble du groupe animal qui est l'objet du livre, dans tous ses rapports avec l'Homme.

Comment l'Homme utilise-t-il les Mollusques ? Les chapitres qui répondent à cette question concernent l'alimentation et l'élevage, l'aquaculture ; la décoration et la joaillerie, la collection des coquilles avec une partie consacrée aux fossiles ; la fabrication d'objets à partir des matériaux qu'ils procurent ; l'utilisation médicale depuis les temps anciens ; l'intérêt pour les recherches de physiologie et d'immunologie, leurs rôles d'indicateurs en écotoxicologie et leur modèle de régulation des populations ; leur influence sur l'art en tant que motifs décoratifs ; enfin, l'influence de la dégradation de l'environnement sur les mollusques et les mesures de protection des espèces à la suite des listes rouges.

L'Homme détruit les Mollusques, dans quelles circonstances ? D'abord pour protéger les plantes de culture, avec un important chapitre sur les espèces responsables et leurs dégâts ; ensuite, en médecine humaine et vétérinaire car un certain nombre d'espèces servent d'hôtes intermédiaires aux parasites ; enfin, à cause de dégâts divers aux matériaux de construction. Un important chapitre final fait le point sur les moyens de traitements, molluscicides chimiques, lutte biologique, effets secondaires, utilisation dans les biocénoses.

Un livre complet, très bien présenté, en langue allemande.

Germaine RICOU

GORENFLOT, R..– ***Biologie végétale : plantes supérieures.*** **Tome I - appareil végétatif. Éditions Masson, 1994.**

Dans la collection des abrégés de sciences, la quatrième édition révisée de cet ouvrage livre les bases d'une approche du polymorphisme, de la structure et de la phylogenèse de l'appareil végétatif des Cormophytes ou plantes supérieures.

Un plan classique permet de présenter d'abord les organes (tige, feuille et racine) puis les tissus et de traiter par la suite de la phylogenèse et la multiplication végétative avant de présenter la diversité des modes de vie des Cormophytes dans et les différents milieux de la biosphère.

Cette nouvelle Édition, qui est bien plus qu'une révision, permet d'inclure la bibliographie qui était précédemment regroupée en fin du tome II traitant de l'appareil reproducteur. La présentation générale a été améliorée. Des données supplémentaires ont été incorporées sur notamment les convergences morphologiques, les chimères de greffe et les rapports entre forme, structure et facteurs du milieu. Le choix de maintenir le chapitre consacré à la classification dans le second volume est discutable pour une bonne vision des Cormophytes. De ce fait le tableau présentant les grands groupes systématiques en introduction est très utile. La fin du chapitre I sur la tige aurait dû déboucher sur la notion des modèles architecturaux des plantes que préparent les différents paragraphes de ce chapitre.

Cet ouvrage est un support de réflexion et privilégie les comparaisons entre les différents groupes de Cormophytes dans les différents thèmes plutôt qu'une étude successive des différents groupes de Cormophytes (Bryophytes, Ptéridophytes, Préspermaphytes et Spermaphytes).

Par sa masse d'informations, de détails et ses nombreuses illustrations, cet ouvrage est particulièrement destiné aux étudiants des 1er et 2e cycles. Il sera également très utile aux enseignants et aux chercheurs. Ce livre complété par le second tome est le condensé d'un enseignement qui permet à tous d'approfondir ou de remettre à jour leurs connaissances en biologie végétale.

Bernard RIÉRA

Source : MNHN

FOX, S. & MICKLER, R. A.– ***Impact of air pollutant on southern pine forests.*** **(Ecological studies ; vol. 118), 511 p.**

L'ouvrage dirigé par Susan POX et R.A. MICKLER fait appel à dix-huit co-auteurs, eux-mêmes ayant respectivement rédigé le projet de recherche coopérative des forêts commerciales et les forêts de pins du Sud des États-Unis.

Au milieu des années quatre-vingt, les discussions sur le déclin de la croissance des pins ont été à l'origine du "Southern Commercial Forest Research Cooperative" dont le premier programme commence en 1984. Cet ouvrage réunit les résultats de la recherche mente pendant cinq ans, auxquels s'ajoutent des données récoltées en Europe et dans d'autres régions des États-Unis. Il comprend douze articles distribués en quatre parties.

La première porte sur la caractérisation des conditions des forêts commerciales du Sud des États-Unis : distribution des espèces de pins ; sols, géomorphologie, utilisation des terres ; qualité de l'air et dépôt d'origine atmosphérique. De nombreuses cartes en couleur de bonne qualité, des graphiques et des tableaux complètent le texte.

La seconde partie analyse les facteurs de stress d'origines biotiques et abiotiques. Ph. DOUGHERTY présente la réponse de *Pinus tarda* (L.) à l'humidité et aux engrais, en raison de l'étendue de sa distribution. La réponse des pins du Sud des États-Unis à la pollution atmosphérique (pluies acides, dioxyde de soufre, ozone, fluorites…) est envisagée par un groupe de trois forestiers.

Les principaux agents biologiques responsables de dégâts dans le sud, parmi lesquels *Dendroctonus frontalis* Zimm et le champignon *Cronartium quercuum* f.sp. *fusiforme* font l'objet d'un article.

La troisième partie fait une mise au point très complète des effets de la pollution atmosphérique sur la croissance et la physiologie des pins du Sud des États-Unis. Les effets, de la pollution atmosphérique sur les ressources du sol, des oxydes d'azote sur les mycorrhizes, des pluies acides sur la croissance des pins, de la pollution de l'air sur la physiologie des pins, sont successivement traités.

La dernière partie comprend un seul article. R. OTESKEY y formule les conclusions de l'étude des forêts de pins du Sud des États-Unis. Il souligne la difficulté à formuler, avec certitude, les effets de l'ozone sur les arbres adultes, car les autres polluants les annulent souvent.

À la fin de chaque article, une importante bibliographie constitue une précieuse source d'information.

Ce livre, abondamment illustré, constitue une contribution majeure à la connaissance de l'effet de la pollution atmosphérique sur les forêts de pins.

Marie-Françoise PASSINI

MARGALEF, R..– ***Limnology now, a paradigm of planetary problems.*** **MARGALEF éditeur, 1996**

Cet ouvrage, édité par Ramón MARGALEF dans le cadre du C.I.H.E.A.M (Centre International des Hautes Études Agronomiques Méditerranéennes), présente une approche originale scientifique et "philosophique" de la Limnologie en regroupant, 16 chapitres écrits par différents limnologues internationaux en majorité espagnols.

Sous le titre "Limnology now, a paradigm of planctary problems", l'éditeur expose les connaissances actuelles, les objectifs présents et les perspectives de la limnologie moderne. L'objectif est d'insister sur le rôle fondamental des eaux douces, car elles sont le lien entre les parties continentales et océaniques de la biosphère.

En introduction, R. MARGALEF présente la place des eaux continentales au sein de "l'écologie globale" (biosphère), avec pour exemple biologique, le zooplancton. Différents thèmes scientifiques sont ensuite abordés selon les groupes biologiques (phytoplancton, procaryotes, macrophytes) et les caractéristiques des systèmes hydrobiologiques (lacs : variabilités interannuelles, hydrodynamique ; rivières : structure, dynamique, actions anthropiques). Puis, six chapitres décrivent différents types de milieux : réservoirs espagnols, lacs de bassins cristallins, lacs des régions nordiques, milieux aquatiques des régions tropicales d'Amérique du Sud, rivières des régions australes d'Amérique du Sud, systèmes aquatiques des zones désertiques. Enfin deux chapitres concluent cet ouvrage sur une réflexion à propos de l'intégration de la Limnologie dans une approche "biosphérique" et sur la pluridisciplinarité et la nécessité pour la Limnologie de répondre à des questions pratiques liées à la protection et à la restauration des milieux aquatiques.

Outre l'apport d'informations scientifiques bien structurées et actualisées, synthèse présente des aspects tout à fait originaux. Des thèmes scientifiques rarement pris en compte en "limnologie classique" sont abordés car ils s'avèrent être nécessaires pour comprendre globalement le fonctionnement des systèmes aquatiques. Par exemple, l'hydrodynamique des lacs est présentée sur une centaine de pages dans un article technique de J. IMBERGER (University of Western Australia). Cet article très documenté souligne les phénomènes de brassage et de courantologie qui sont fondamentaux quant aux conséquences sur les processus chimiques et biologiques.

L'article de F.A. COMIN & W.D. WILLIAMS (Facultad de Biologia, Barcelona ; University of Adelaïde, Australia) sur les systèmes aquatiques des zones arides est particulièrement intéressant en raison de l'expansion actuelle des milieux à caractère désertique. COMIN & WILLIAMS présentent un bilan inquiétant de l'état d'avancement dans les connaissances de ces systèmes aquatiques particuliers et fluctuants. Les auteurs insistent sur l'intérêt d'études axées sur ces milieux car elles apportent des informations fondamentales des points de vue scientifiques, écologiques et socio-économiques. Ceci en opposition avec le manque d'intérêt actuel porté à ces biotopes.

Annette BÉRARD

Source : MNHN

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Écologie, revue scientifique de la Société Française d'Écologie, publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les articles sont rédigés de préférence en français ou en anglais. La revue publie aussi des résumés de thèses ainsi qu'une tribune libre et des analyses d'ouvrages.
La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Exceptionnellement, des articles plus longs pourront être pris en considération. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits des articles seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm.
Ils devront comprendre, dans l'ordre :
• Le titre en français et en anglais ;
• Le nom du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres et l'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire, sur feuille séparée.
• Un résumé en français et un « abstract » en anglais de 800 signes chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
• Une version abrégée de 5000 signes, en français et en anglais ;
• Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
• Une proposition de titre courant, en français ou en anglais, selon le cas, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
• Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et des noms d'auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.
Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant.
Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format de la revue, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

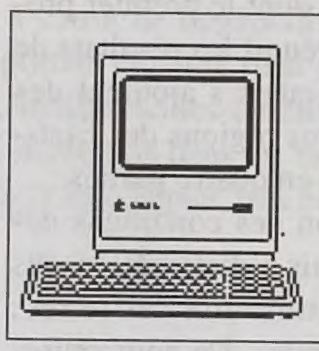
La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.



Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ ou Illustrator™ peuvent être utilisées.
Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 ***de type HD***.

Les manuscrits sont soumis, sous forme anonyme, à un minimum de deux referees. La durée d'analyse demandée aux referees est d'un mois. En cas de demande de révision majeure (cf. formulaire d'analyse), la version corrigée est envoyée aux referees pour vérification. L'article est envoyé aux referees dès sa publication.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).
Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Les textes proposés pour la Tribune sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

Adhésion à la Société Française d'Écologie/Price for SFE Members (Exclusively)

(Personne physique)	Cotisation & Lettre de la S.F.E.	Cotisation & Lettre SFE + Écologie
FRANCE & C.E.E	200,00 F	450,00 F
ETRANGER hors CEE	200,00 F	500,00 F
Étudiants, Stagiaires étrangers	50,00 F	190,00 F

Abonnement 1996 à Écologie Vol. 27 (1) au Vol. 27 (4)
(Personne morale) **Numéro de Commission Paritaire : 50062**

Tous nos tarifs s'entendent en ***francs français, frais de port inclus.***
Subscriptions are accepted for calendar year only - Cancellations are not accepted - Trimestrial

Prix public	**H.T**	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	535,00 F	11,23 F	546,23 F
CEE	535,00 F		535,00 F
ETRANGER hors CEE	567,00 F		567,00 F

Agence d'abonnement & librairie Française : remise 10 % (sur prix public HT)

	H.T	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
CEE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
ETRANGER hors CEE	510,00 F	10,71 F	520,71 F

Agence d'abonnement & librairie CEE et hors CEE : remise 10 % (sur prix public HT)

Adresse de livraison	**H.T**	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
CEE	481,50 F		481,50 F
ETRANGER hors CEE	510,00 F		510,00 F

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
c/o M. ECHAUBARD,
Laboratoire de Zoologie-Institut National Agronomique
16, rue Claude-Bernard - 75231 Paris cedex 05
Tél. 33-1-44.08.18.22. - Télécopie : 33-1-44.08.18.56.
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances concernant la revue devront être adressées directement à :

ÉCOLOGIE
Laboratoire d'Écologie Générale
Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy
Téléphone : 33-1-60.47.92.12.
Télécopie : 33-1-60.46.57.19.
: 33-1-60.46.39.14.
Courrier électronique : écologie@worldnet.fr

IMPORTANT : *Les cotisations et les abonnements doivent être payés directement et de façon impersonnelle à la* ***SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE.***

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN

Source : MNHN

ÉCOLOGIE

— TOME 28 - N° 3 —
Septembre 1997

SOMMAIRE

Barbalat, S. & Borcard, D.– Distribution de quatre familles de Coléoptères (Coleoptera Buprestidae, Cerambycidae, Scarabaeidae phytophages et Lucanidae) dans différents écotones forestiers des Gorges de l'Areuse (Neuchâtel, Suisse) **199**

Bonnet, E., Vilks, A., Lenain, J.-F. & Petit, D.– Analyse temporelle et structurale de la relation orthoptères-végétation **209**

Devineau, J.-L.– Évolution saisonnière et taux d'accroissement des surfaces terrières des ligneux dans quelques peuplements savanicoles soudaniens de l'ouest burkinabé **217**

Samraoui, B. & Belair G. de.– Les zones humides de Guerbes-Senhadja. Première partie : vue d'ensemble **233**

Maamri, A., Chergui, H. & Pattee, E.– Dynamique des apports de litière végétale et de la faune invertébrée dans une rivière méditerranéenne temporaire : l'Oued Cherraa, au maroc **251**

Tribune : Baize, D.– L'évaluation globale des sols est-elle possible ? **265**

Résumé de thèse **271**

Analyses d'ouvrages **273**

CONTENTS

Barbalat, S. & D. Borcard.– Distribution of four beetle families (Coleoptera: Buprestidae, Cerambycidae, phytophagous Scarabaeidae and Lucanidae) in different forest ecotones in the Areuse Gorges (Neuchâtel, Switzerland) **199**

Bonnet, E., Vilks, A., Lenain, J.-F. & Petit, D.– Temporal and structural analysis of the relationships between orthoptera and vegetation **209**

Devineau, J.-L.– Seasonal variation and annual growth rate of the basal area of trees in some sudanian savanna communities in western Burkina Faso **217**

Samraoui, B. & Belair G. de.– The Guerbes-Senhadja wetlands (N.E. Algeria). Part I: an overview **233**

Maamri, A., Chergui, H. & Pattee, E.– The dynamics of litter input and invertebrate fauna along the Oued Cherraa (Morocco), a temporary Mediterranean river **251**

Forum : Baize, D.– Is the overall evaluation of soil mantels possible ? **265**

Thesis review **271**

Books review **273**

ÉCOLOGIE **est indexée dans les bases de données BIOSIS, Pascal et Cambridge Scientific Abstracts (Animal behavior, Ecology, Entomology, Oceanic et Water Ressources Abstracts)**

Source : MNHN